Morphologie et variations du toit crânien du dipneuste *Scaumenacia curta* (Whiteaves) (Sarcopterygii), du Dévonien supérieur du Québec

Richard CLOUTIER
URA 1365 du CNRS, université des Sciences et Technologies de Lille, Sciences de la Terre,
F-59655 Villeneuve d'Ascq (France)

RÉSUMÉ
L'étude d'une centaine de crânes du dipneuste *Scaumenacia curta* (Whiteaves) a permis de mettre en évidence des patrons de variations intraspécifiques. Ces variations s'organisent selon les catégories suivantes : (1) changements de proportions, (2) concurrence spatiale (mineure et majeure), (3) plasticité dans le patron des lignes de fossettes, (4) fusion, et (5) présence d'os anamestiques. Le parcours des lignes de fossettes moyennes et postérieures ainsi que la fusion de croissance des os de la série latérale (os L_1 à N) sont les deux caractères qualitatifs les plus variables. Les fusions entre les éléments osseux d'une même série (série médiane et latérale) sont fréquents et se produisent surtout sur le parcours des canaux sensoriels profonds. L'étude des statistiques bidimensionnelles et l'analyse des composantes principales ont permis d'identifier des variations de forme reliées à la taille (allométrie) et des fluctuations de la symétrie bilatérale des os de la série médiane. Les patrons de variation crânienne de *Scaumenacia* sont comparés à ceux d'autres taxa.

MOTS CLÉS
dipneustes,
morphométrie,
allométrie,
variation intraspécifique,
crâne,
Dévonien supérieur.

ABSTRACT
The study of *c.*100 skulls of the dipnoan *Scaumenacia curta* (Whiteaves) allows to evaluate patterns of intraspecific variation. The different types of intraspecific variation in the skull roof of *Scaumenacia* could be classified into the following categories: (1) change of proportions, (2) spatial competition (minor and major), (3) plasticity in the pattern of pit-lines, (4) fusion, and (5) presence of anamestic bones. Trajectories of the middle and posterior pit-lines as well as the fusion among bones of the lateral series (bones L_1 to N) are the two most variable qualitative features. Fusions among elements belonging to a longitudinal series (median and lateral series) are more frequent than those in adjacent series, and occur principally along the trajectory of the main sensory canals. Bivariate statistics and principal component analysis were used to identify shape variation related to size (allometry) and fluctuating bilateral asymmetry among bones of the mesial series. Cranial patterns of variation of *Scaumenacia* are compared with those of other taxa.

KEY WORDS
dipnoans,
morphometry,
allometry,
intraspecific variation,
skull,
Upper Devonian.

INTRODUCTION

De tous les vertébrés fossiles, les dipneustes (Osteichthyes, Sarcopterygii) sont peut-être ceux qui suscitent le plus de controverses quant à leur morphologie (par ex. Watson 1926 ; Goodrich 1925, 1930 ; Forster-Cooper 1937 ; Jarvik 1968 ; Jollie 1973, 1981) et leur position phylogénétique au sein des Osteichthyes (par ex. Jarvik 1980 ; Rosen *et al.* 1981 ; Schultze 1981, 1987 ; Maisey 1986 ; Ahlberg 1991 ; Cloutier 1990 ; Cloutier & Ahlberg 1996). Jusqu'au début des années 1980, aucune homologie au sens strict n'avait été déduite pour les os formant le toit crânien des dipneustes. Cependant, la découverte de *Diabolepis speratus* (Chang & Yu 1984) a apporté certaines informations relatives aux homologies de la région occipitale du toit crânien de ce groupe (Ahlberg 1991 ; Cloutier & Ahlberg 1996).

La variation morphologique des dipneustes fossiles a déjà été notée (Westoll 1949 ; Long 1992 ; Cloutier 1996), mais peu d'auteurs l'ont étudiée en détail (Vorob'eva & Minikh 1968 ; Kemp 1977 ; Cloutier 1991 ; Cloutier *et al.* 1993). Il est généralement admis que le toit crânien des dipneustes présente une « grande » variabilité intraspécifique (Westoll 1949 ; Long 1992). Ceci amena certains auteurs (voir Lehman 1966) à qualifier le toit crânien des dipneustes paléozoïques de « mosaïque » ou de « marqueterie d'os dermiques ». Ces termes reflètent plus une difficulté d'interprétation de la part des auteurs que la complexité de l'arrangement des os. Jarvik (1980) adopte une attitude plus rationnelle en mentionnant que certaines parties du toit crânien sont variables tandis que d'autres parties sont plus stables, tels les os mésiaux.

Selon Westoll (1949), les crânes des genres *Dipterus* et *Scaumenacia* sont très variables. Afin de quantifier et de déterminer la variation de l'arrangement des os du toit crânien, la présente étude a pour objet l'espèce frasnienne de *Scaumenacia curta*. Le nombre des spécimens disponibles a permis d'analyser la variation à l'aide de méthodes statistiques. Jusqu'ici, peu d'auteurs n'avaient encore mis à profit, dans l'étude des dipneustes, la possibilité de décomposer la variation de tout un ensemble de caractères morphométriques à l'aide de la méthode des composantes principales (Jolicoeur & Mosimann 1960 ; Jolicoeur 1963a, b).

Bien qu'il ne soit pas possible de déterminer les causes de la variation chez une espèce fossile, certains mécanismes de la variation, déterminés chez des organismes vivants peuvent être extrapolés chez les formes fossiles (Graham-Smith 1978). Spiegelman (1945), Devillers (1965) et Corsin (1968) ont démontré que les ébauches osseuses du crâne d'espèces actuelles de poissons et d'amphibiens se concurrencent du point de vue spatial. Ainsi l'organogénèse et la croissance d'un ensemble d'os dermiques peuvent être considérées en termes de concurrence physiologique (« compétition ») entre plusieurs ébauches pour un territoire osseux. Cette concurrence se ferait pour l'utilisation d'un même substrat ou de matériel cellulaire, étant donné que l'approvisionnement est limité (Corsin 1968 ; Devillers & Corsin 1968). Par l'observation de la forme des os et à l'aide des méthodes statistiques, certaines déformations osseuses du toit crânien provoquées par le mécanisme de concurrence spatiale sont décrites chez *S. curta*.

La présente étude vise quatre objectifs principaux : (1) décrire la morphologie du toit crânien de *Scaumenacia curta* ; (2) mettre en évidence les différents types de variations morphologiques et morphométriques du toit crânien de *S. curta* ; (3) comparer les patrons de variation mis en évidence chez *Scaumenacia* avec ceux observés et décrits chez d'autres espèces dévoniennes ; et (4) réviser les hypothèses sur la position phylogénétique de *S. curta* proposée par Bertmar (1968), Thomson & Campbell (1971), Miles (1977), Marshall (1987), Campbell & Barwick (1990), et Schultze & Marshall (1993).

Cet article est une version modifiée du mémoire de Master of Science de l'auteur, réalisé en 1984 à l'Université de Montréal sous la direction des professeurs Pierre Jolicœur et Paul Pirlot.

CADRE GÉOLOGIQUE

Le matériel d'étude provient de la Formation d'Escuminac (Dévonien supérieur, Frasnien moyen ; Cloutier *et al.* sous presse). Cette forma-

tion affleure en quatre endroits précis à Miguasha, sur la rive nord de la rivière Restigouche, entre les lots municipaux 185 à 195 et 203 à 216 de Nouvelle, comté de Bonaventure, Québec (Fig. 1). Les spécimens proviennent de différents niveaux stratigraphiques de la Formation d'Escuminac ; Cloutier *et al.* (sous presse) mentionnent la présence de *Scaumenacia* entre les couches 8 et 390 de la formation. La position stratigraphique précise n'est connue que pour quelques spécimens de cette étude, entre autres près d'une trentaine de spécimens conservés en trois dimensions de *S. curta* provenant de la couche 356 située dans le chenal (Hesse & Sawh 1992), soit environ quatre-vingt-quinze mètres au-dessus du lit de base de la Formation d'Escuminac (la puissance totale de la formation étant de cent dix-neuf mètres).

La période de temps couverte par la Formation d'Escuminac demeure inconnue, bien que certaines données (1) palynologiques, (2) sédimentologiques et (3) paléoécologiques suggèrent que la durée a été relativement faible, voire de l'ordre de un ou deux millions d'années. Aucune donnée absolue n'est disponible jusqu'à ce jour qui permettrait de déduire l'âge exact de la formation.

1. La Formation d'Escuminac ne couvre qu'un seul assemblage de miospores (Zone « BJ-BM » de Richardson & McGregor 1986 ; Cloutier *et al.* sous presse).

2. Selon Bayer & McGhee (1989, tabl. 2), le Frasnien a une durée de neuf millions d'années

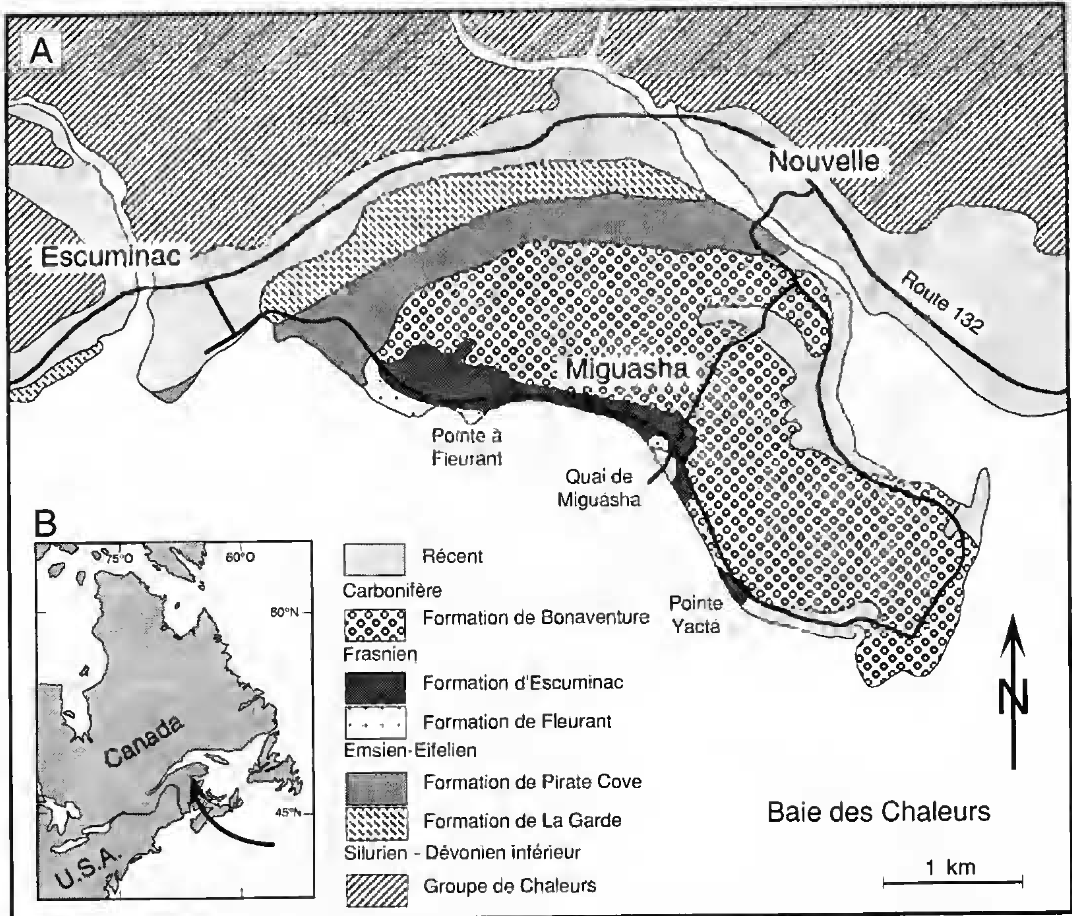


FIG. 1. — **A**, carte géologique de la Formation d'Escuminac (d'après Hesse & Sawh 1992) ; **B**, emplacement de Miguasha sur une carte générale de la côte atlantique de l'Amérique du Nord.

(372 à 363 millions d'années). Des données sur le taux de sédimentation au Frasnien dans l'état de New York, États-Unis (Bayer & McGhee 1989, fig. 1) nous indiquent un taux d'environ 45 m par million d'années ; ainsi, postulant un taux de sédimentation comparable, en milieu marin côtier, l'épaisseur de la Formation d'Escuminac donne une valeur d'environ 2,6 millions d'années.

3. Tant les espèces réparties dans toute la formation (*Escuminaspis laticeps*, *Bothriolepis canadensis*, *S. curta*, *Eusthenopteron foordi*, *Holoptychius jarviki*) que celles limitées à certains niveaux (*Homalacanthus concinnus*, *Cheirolepis canadensis*) ne présentent pas de changement morphologique apparent entre la base et le sommet de la Formation d'Escuminac. L'assemblage *Scaumenacia – Eusthenopteron – Bothriolepis – Escuminaspis* est conservé tout au long de la formation (Cloutier *et al.* sous presse ; Parent & Cloutier 1996). Il est peu probable qu'un tel assemblage écologique puisse persister sur une longue durée et de surcroît sans changement morphologique apparent.

Ainsi le matériel constitue-t-il vraisemblablement un échantillon aléatoire (*cf.* Parent & Cloutier 1996) provenant d'une seule population locale.

MATÉRIEL

Plus de mille quatre cents spécimens de l'espèce *Scaumenacia curta* (Whiteaves 1881) ont été répertoriés dans les collections américaines, canadiennes et européennes (Parent & Cloutier 1996 ; Cloutier *et al.* sous presse). Le crâne était préservé en presque totalité sur environ cent spécimens et cinquante-deux ont pu être mesurés.

Les spécimens étudiés sont conservés dans les musées et institutions suivants :

AMNH : American Museum of Natural History, New York, États-Unis (AMNH 5912, 7677, 9845, 11569, 11570, 11571, 11572, 11573, 11575, 11576, 11580, 38-71-12810).

BMNH : The Natural History Museum, London, England (BMNH P.5486, P.60496, P.60497, P.60498, P.60540).

FMNH : Field Museum of Natural History, Chicago, États-Unis (FMNH 6244).

LTC : Laboratoire Teilhard de Chardin, département des Sciences de la Terre, Université du Québec à Montréal, Montréal, Canada (LTC 17, 19, 146).

MHNM : Musée d'Histoire naturelle de Miguasha, Parc de Miguasha, Miguasha, Canada (MHNM 04-02, 04-03, 04-06, 04-11, 04-18, 04-24, 04-28, 04-34, 04-41, 04-43, 04-46, 04-63, 04-64, 04-67, 04-12-74, 04-116, 04-125, 04-155, 04-171, 432, 442, 445, 461).

NMC : Canadian Museum of Nature, Ottawa, Canada (NMC 4326h, 4421, 4422, 8698) ;

RM : Redpath Museum, Université McGill, Montréal, Canada (RM 14772b).

RMS.G : Royal Museums of Scotland, Edinburgh, Scotland (RMS.G 1887.20.10, 1897.51.174).

ULQ : Musée de Géologie, département de Géologie, Université Laval, Sainte-Foy, Canada (ULQ 4, 15, 69, 232, 256, 845, 907, 1069, 1423, 7503).

Abréviations

A-Z, 1-9	os dermiques du crâne ;
clp	canal de la ligne profonde ;
co.sp.	concurrence spatiale ;
cs	commissure supratemporale ;
cso	canal supraorbitaire ;
f.part.	fusion partielle ;
laf	ligne antérieure de fossettes ;
lmf	ligne moyenne de fossettes ;
lpf	ligne postérieure de fossettes ;
Op	opercule ;
os an.	os anamestique ;
otiq	segment otique du canal supraorbitaire ;
Pa	pariétal ;
Pp	postpariétal ;
(type 1b)	variation des lignes de fossettes du type 1b ;
+	fusion.

MÉTHODES

Caractères morphométriques

La plupart des trente caractères morphométriques du toit crânien ont été définis comme des distances linéaires entre deux points d'intersection de sutures (Fig. 2). Ces points d'intersection correspondent généralement au point de rencontre de trois os adjacents. À cause de l'état variable de la préservation des spécimens, les caractères n'ont pu être tous mesurés dans tous les cas. Les mesures ont été prises seulement sur les spécimens peu déformés, dont le toit crânien

possédait au moins quatre os de la série médiane. Voici la liste des trente et un caractères morphologiques mesurés sur les spécimens de *Scaumenacia curta* (Fig. 2), ainsi que leurs effectifs respectifs :

0. Longueur totale de l'individu entre la marge antérieure des os E et l'extrémité postérieure de la nageoire caudale ; N = 93.

1. Longueur maximale de l'os B ; N = 50.

2. Largeur maximale de l'os B ; N = 50.

3. Largeur postérieure de l'os B ; N = 50.

4. Largeur de l'os B au niveau de la suture des pariétaux et postpariétaux ; N = 50.

5. Largeur antérieure de l'os B au niveau de la suture entre les os C et les pariétaux ; N = 50.

6. Longueur latérale gauche de l'os B ; N = 49.

7. Longueur latérale droite de l'os B ; N = 51.

8. Distance entre la pointe antérieure de l'os B et le niveau postérieur des lignes antérieures de fossettes ; N = 36.

9. Longueur médiane de l'os C gauche ; N = 47.

10. Longueur médiane de l'os C droit ; N = 47.

11. Longueur latérale de l'os C gauche prise entre la suture pariétal–os B et la suture série latérale-os E ; N = 44.

12. Longueur latérale de l'os C droit prise entre la suture pariétal-os B et la suture série latérale-os E ; N = 45.

13. Largeur maximale de la paire d'os C ; N = 42.

14. Largeur de l'os C gauche au niveau de la suture entre le pariéral et la série latérale ; N = 45.

15. Largeur de l'os C droit au niveau de la suture entre le pariétal et la série latérale ; N = 47.

16. Largeur antérieure de l'os C gauche ; N = 41.

17. Largeur antérieure de l'os C droit ; N = 45.

18. Largeur antérieure de la paire d'os C ; N = 40.

19. Longueur médiane de l'os E gauche ; N = 31.

20. Longueur médiane de l'os E droit ; N = 32.

21. Largeur postérieure du postpariétal gauche ; N = 41.

22. Largeur postérieure du postpariétal droit ; N = 40.

23. Longueur latérale du postpariétal gauche ; N = 39.

24. Longueur latérale du postpariétal droit ; N = 39.

25. Longueur de la suture entre le pariéral et le postpariétal gauches ; N = 41.

26. Longueur de la suture entre le pariétal et le

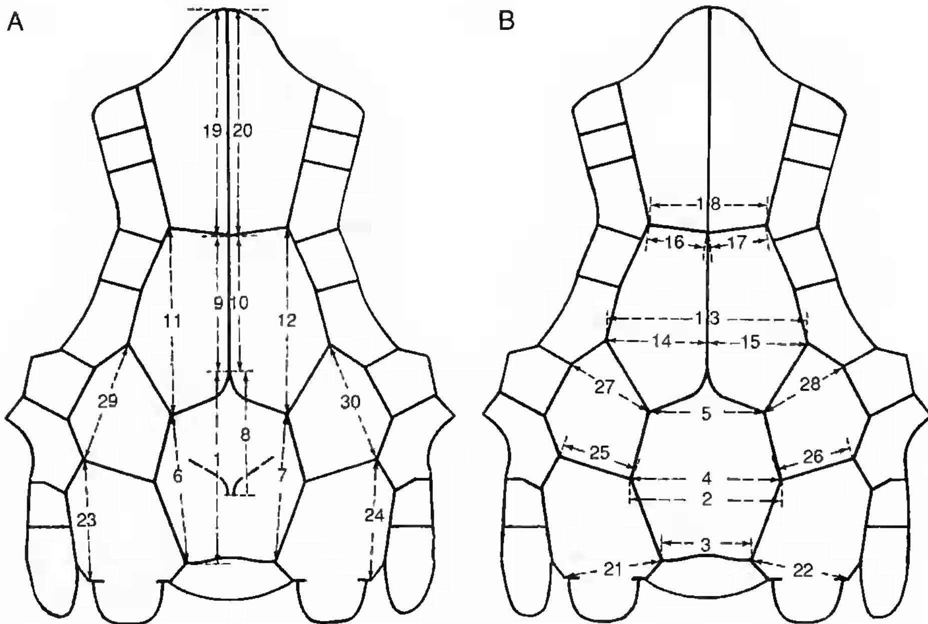


FIG. 2. — Caractères morphométriques du toit crânien de *Scaumenacia curta* (Whiteaves). **A**, mesures de longueur. **B**, mesures de largeur. Voir le texte pour l'explication des mesures.

postpariétal droits ; N = 45.
27. Largeur antérieure du pariétal gauche entre les sutures des os C-B et des os $X-L_1$; N = 38.
28. Largeur antérieure du pariétal droit entre les sutures des os C-B et des os $X-L_1$; N = 42.
29. Longueur latérale du pariétal gauche entre les sutures des os Y_1-postpariétal et des os $C-L_1$; N = 35.
30. Longueur latérale du pariétal droit entre les sutures des os Y_1-postpariétal et des os $C-L_1$; N = 43.

MÉTHODES STATISTIQUES

Les toits crâniens mesurés (N = 52) étaient presque tous incomplets, à l'exception de dix spécimens. Voulant étudier les diverses sources de variation, j'ai préféré n'inclure que les spécimens possédant toutes les dimensions requises dans une analyse donnée plutôt que d'estimer les variables manquantes. Ainsi, selon l'état de préservation des spécimens, des sous-échantillons ont été formés en fonction du nombre de spécimens possédant tous les caractères morphométriques requis. L'effectif disponible sera spécifié dans le cas de chaque analyse ou de chaque diagramme de dispersion.

Les variables X 1-30 ont été transformées en logarithmes décimaux Y, afin de rendre les distributions normales et tel qu'indiqué par Jolicoeur (1963a), la transformation logarithmique présente plusieurs propriétés optimales pour les études de proportions et de croissance.

Toutes les ellipses d'équiprobabilité ont été tracées à partir des vecteurs moyens, des matrices de covariance des échantillons étudiés et de la distribution du T^2 de Hotelling au seuil de signification $\alpha = 0,05$.

Dans le cadre de notre étude, l'analyse des composantes principales (Morrison 1976) a servi à déterminer et à quantifier les diverses sources de la variation biométrique (Jolicœur & Mosimann 1960 ; Jolicœur 1963a, b). Les analyses des composantes principales ont été effectuées à partir des matrices de covariance des échantillons, ces matrices ayant été calculées à partir des variables transformées en logarithmes pour des ensembles de six variables ou moins. Des ensembles de six variables ou moins ont été choisis parce que les résultats étaient plus faciles à interpréter biologiquement que ceux des analyses utilisant un plus grand nombre de variables.

Croissance relative

La croissance a été étudiée à l'aide de méthodes bidimensionnelles et multidimensionnelles. Un premier examen graphique a permis de représenter rapidement les couples de variables logarithmiques qui étaient sujets à une relation d'allométrie. Il s'agit de tracer une droite d'isométrie de pente 1 passant par le point milieu ($\bar{Y}i$, $\bar{Y}j$) du nuage de dispersion des logarithmes, l'échantillon étant circonscrit par une ellipse d'équiprobabilité (95 %). Si la droite d'isométrie coupe l'ellipse obliquement, ceci suggère qu'il y a une relation allométrique entre les deux variables. Pour détecter l'allométrie bidimensionnelle, j'ai calculé les intervalles de confiance des pentes de trois droites d'estimation pour les variables transformées en logarithmes, selon la méthode de Jolicœur & Heusner (1971) : (1) la droite d'estimation de l'ordonnée à partir de l'abscisse ; (2) l'axe majeur des deux variables ; et (3) la droite d'estimation de l'abscisse à partir de l'ordonnée. Si les trois intervalles de confiance couvrent la valeur hypothétique 1 (isométrie), l'hypothèse d'isométrie (Ho) doit être acceptée (Jolicœur & Heusner 1971). L'allométrie multidimensionnelle a été détectée en comparant un vecteur hypothétique d'isométrie au vecteur des cosinus directeurs de l'axe majeur obtenu par l'analyse des composantes principales sur la matrice de covariance des données transformées en logarithmes, tel que proposé par Jolicœur (1963a, c).

Symétrie bilatérale

La symétrie bilatérale de *S. curta* a été étudiée à l'aide des méthodes graphiques bidimensionnelles, des coefficients de corrélation et de l'analyse des composantes principales tels qu'utilisés par Jolicœur (1963b).

DÉFINITIONS DE CERTAINS TERMES MORPHOLOGIQUES

Voici la définition de certains termes qui seront utilisés lors des descriptions morphologiques ainsi que lors de la discussion.

CENTRE DE CROISSANCE
Le terme « centre de croissance » est utilisé pour désigner l'endroit où l'ossification d'un os a débuté au cours de l'embryogenèse. Ce terme peut prêter à confusion puisque la formation du tissu osseux, au cours de la croissance, se fait, non pas au « centre de croissance », mais plutôt aux sutures, qui sont les lieux actifs de la croissance périphérique des os (Pritchard *et al.* 1956).

CONCURRENCE SPATIALE
L'expression « concurrence spatiale » sera utilisée pour désigner la relation occasionnellement observable entre l'agrandissement d'un os et la diminution de ses voisins. L'expression « concurrence spatiale » est employée de préférence à « compétition territoriale » parce que cette dernière expression aurait une connotation écologique qui ne serait pas nécessairement justifiable au niveau cellulaire.
La concurrence spatiale chez un fossile se reconnaît lorsqu'un os a débordé de son territoire normal et s'est infiltré marginalement dans le territoire d'un os adjacent.

CROISSANCE
Par définition, la croissance fait référence à une augmentation de la taille (Henderson *et al.* 1963). Selon Schultze (1984), les fossiles ne permettent pas l'étude de la croissance proprement dite, sauf s'il peut être démontré qu'une série de spécimens de tailles différentes provient d'un court intervalle de temps et qu'elle appartient à une seule espèce. Le terme « croissance » est utilisé ici en référence à une série de spécimens fossiles de tailles différentes provenant d'une seule espèce et d'une même localité ; cette différence de taille est interprétée comme étant le résultat de la croissance.

FUSION
Le nombre d'os dermiques peut diminuer soit par fusion, soit par perte. Ces termes ont une définition rigoureuse relative à l'ontogénie mais moins précise en ce qui concerne la phylogénie (Jardine 1969 ; Patterson 1977). Selon Jardine (1969) et Miles (1977), (1) une information ontogénétique complète est requise afin de distinguer une perte d'une fusion ontogénétique et (2) une information phylogénétique complète est requise afin de discerner une perte d'une fusion phylogénétique. Selon Patterson (1977), deux os ne peuvent fusionner durant l'ontogenèse que si leurs centres de croissance coïncident, alors que deux os ne peuvent fusionner durant la phylogenèse que si leurs centres d'ossification coïncident à la suite d'un rapprochement progressif résultant d'ontogenèses successives.
Des deux types de fusion dermique déterminés par Beltan (1962), soit la fusion embryologique et la fusion de croissance, seule la seconde peut être identifiée objectivement sur un fossile. La fusion de croissance se reconnaît lorsqu'un élément osseux possède au moins deux centres de croissance (White 1965) et que son contour correspond approximativement au contour conjoint des os impliqués dans cette fusion. La position des centres de croissance est alors semblable à celle des os non fusionnés. Selon Devillers & Corsin (1968), la fusion de croissance serait causée par un accroissement d'affinité entre deux os.
La fusion embryologique et certaines concurrences spatiales peuvent être confondues. Ces derniers processus se caractérisent par la présence d'un seul centre d'ossification. En théorie, dans la fusion embryologique, le centre de croissance de l'os occupera une position intermédiaire à celles qu'occuperaient les centres de croissance de chacun des os non fusionnés, tandis que la position du centre de croissance de l'os entrant en concurrence pour un territoire adjacent demeure inchangée.

OS ANAMESTIQUES
Les « os anamestiques » sont des éléments osseux surnuméraires de formes variables mais généralement de taille plus importante que les os intrasuturaux incorporés entre les os réguliers (Henderson *et al.* 1963 : 27 ; Westoll 1936 : 166). Cependant, nombre d'auteurs utilisent ce terme pour définir tous les os n'étant pas traversés par des canaux sensoriels ou ne servant pas de support pour un segment de ces canaux sensoriels. On parle d'os anamestiques principalement dans le cas du crâne des poissons ; chez les vertébrés supérieurs, des structures similaires sont nommées « os wormiens » ou « *ossa triquetra* » (Gray 1977).

TABLEAU 1. — Différentes terminologies des os du toit crânien des dipneustes. L'interprétation de Goodrich (1925) est basée sur l'anatomie de *Dipterus valenciennesi*, *Scaumenacia curta*, *Sagenodus* sp. et *Ctenodus* sp. ; les interprétations de Romer (1936), Westoll (1949) et Miles (1977) se fondent sur une comparaison de plusieurs espèces ; Forster-Cooper (1937) et White (1965) se fondent sur *Dipterus valenciennesi* ; Thomson & Campbell (1971) fondent leur interprétation de la joue sur *Dipnorhynchus sussmilchi*, et sur une comparaison de plusieurs espèces dévoniennes pour le toit crânien ; Krupina (1987) sur *Andreyevichthys epitomus* ; Ahlberg (1991) sur le toit crânien de *Diabolepis speratus* et *Dipnorhynchus sussmilchi*, et de *Griphognathus* pour ce qui a trait à la joue ; Cloutier (1990) sur une comparaison de plusieurs espèces. Le symbole « + » indique une fusion supposée.

Os	Goodrich (1925)	Watson (1926)	Romer (1936)	Forster-Cooper 1937)	Westoll (1949)	White (1965)	Lehman (1966)	Thomson & Campbell (1971)	Miles (1977)	Krupina (1987)	Ahlberg (1991)	Cloutier (1990)
E	Frontal	Nasal	B-4	E	E	E	$Postrostral_2$ + Frontal $médian_1$	E	E	Postrostral	E	E
D	Interfrontal	Interfrontal	A-2	D	D	D	Frontal central	D	D		Pineal bones	
C	Parietal	Frontal	B-3	C	C	C	Frontal $médian_2$	C	C	Frontal medial	C	C
B	Dermal supra-occipital	Parietal + Postparietal	A-1	B	B	B	Pariétal central	B	B	Parietal central	B	B
A		Interparietal	A-0	A	A	A	Extrascapulaire médian	A	A		Median extrascapular	Median extrascapular
Pariétal	Intertemporal	Intertemporal	B-2	J	J1	J	Pariétal $latéral_1$	J	J	Parietal $lateral_2$	Parietal	Parietal
Postpariétal	Postparietal	Tabular + Supratemporal	B-1	I	I	I2	Pariétal $latéral_2$ + Extrascapulaire $latéral_1$	I	I	Parietal $lateral_1$	Postparietal	Postparietal
H				G		scale		H				H
O		Marginal	C	O		O	Nasal	O1, O2			Tectal	
$N_{(N)}$		Marginal	C	N	N	N	Nasal	N	N		Nasal	Supraorbital
$M_{(M)}$	Prefrontal	Marginal	C	M	M	M	Frontal latéral	M	M		Nasal	Supraorbital
L_1, L_2	Marginal	Marginal	C-5	L	L1, L2	L1, L2	Frontal latéral	L1, L2 ou L	L	Nasal1, 2 + Frontal $lateral_2$	Nasal	Supraorbital (L1, L2)
K	Postfrontal	Postfrontal	C-4	K	K	K	Frontal latéral	K	K	$Dermosphenoticum_2$	Nasal	
X	Postfrontal	? Postorbital	C-3	X	X	X	Dermosphénotique	X	X	$Dermosphenoticum_1$	Intertemporal	Intertemporal
Y_1	Supratemporal	Squamosal	C-2	Y	Y2	Y1	Dermoptérotique antérieur	Y1	Y1	Dermopteroticum	Supratemporal	Supratemporal
Y_2	Tabulare		C-1		Y1	Y2	Dermoptérotique postérieur	Y2	Y2	Extrascapular lateral	Tabular	Tabular
Z			X	H	H	Z	Extrascapulaire $latéral_2$	Z	Z		Lateral extrascapular	Lateral extrascapular
1a				Lateral rostral	1C	11	Os $infraorbital_1$		1c	$Lacrimal_1$		
1b				1	1A + 1B	12	Os $infraorbital_2$	1	1a+1b	$Lacrimal_2$	Lacrimal	Lacrimal
2	Supraorbital		D	2	2	2	Supraorbito-tectal	2	2	Supraorbital	Tectal	
3	Postorbital		D	3	3	3	Sousorbital	3	3	$Supraorbital_2$	Supraorbital	3
4				4	4	4	Postorbital	4	4	$Supraorbital_3$	Postorbital	Postorbital
5				5	5	5	Os $infraorbital_5$	5	5	Postorbital	Jugal	Jugal
6				6	6	6	Os $infraorbital_4$	6	6		Lacrimal	Jugal
7				7	7	7	Os $infraorbital_3$	7	7	$Lacrimal_3$	Lacrimal	Lacrimal
8				8	8	8	Os $préoperculaire_a$	8	8		Squamosal	Squamosal
9a-e				9	9	9	Os $préoperculaires_b$	9	9a		Preopercular	Preopercular
9b-e				9	9	9	Os $préoperculaires_{c–h}$	9	9b-e		Preoperculo-submandibular	9b-e
10				10	10	10	Quadratojugal	10, 11	10		Quadratojugal	Quadratojugal

Os INTRASUTURAUX

Les « os intrasuturaux » sont de très petits éléments dermiques variables, localisés dans la suture entre deux os normaux adjacents (Beltan 1962).

GÉNÉRALITÉS SUR LE TOIT CRÂNIEN DES DIPNOI

Plusieurs auteurs (Watson & Day 1916 ; Watson & Gill 1923 ; Romer 1936 ; Holmgren & Stensiö 1936 ; Forster-Cooper 1937 ; Westoll 1949 ; Lehman 1966 ; Thomson & Campbell 1971 ; Miles 1977 ; Jarvik 1980 ; Campbell & Barwick 1982a, b, 1984) ont contribué à la connaissance générale de la morphologie crânienne des dipneustes. De ces travaux, il ressort que plusieurs caractères crâniens retrouvés chez les dipneustes sont uniques à ce groupe (Schultze & Campbell 1987).

Un des problèmes relatifs à ce groupe est lié au fait que chez les formes primitives, tels les *Uranolophus*, *Dipnorhynchus*, *Speonesydrion*, le toit crânien présente un patron mésomérique relativement différent de celui retrouvé chez les formes primitives des autres groupes d'Osteichthyes, principalement dans la partie antérieure du toit crânien, à l'exception de *Youngolepis*. Étant donné que le patron crânien diffère (en terme de relations topographiques entre les éléments osseux et sensoriels) entre les formes primitives de dipneustes et les formes primitives d'actinoptérygiens et des représentants des autres groupes de sarcoptérygiens, il est difficile de reconnaître les caractères homologues pour ce qui a trait aux os dermiques formant le toit crânien et la joue.

Certains auteurs, dont Watson (1926), Goodrich (1925, 1930), Holmgren & Stensiö (1936) et Lehman (1959, 1966) ont tenté d'appliquer aux dipneustes la nomenclature crânienne utilisée pour la majorité des ostéichthyens et des tétrapodes. Cependant, les homologies au sens strict font l'objet de controverses (Lehman 1975 ; Jarvik 1960, 1980 ; Jollie 1981 ; Maisey 1986 ; Schultze 1987 ; Schultze & Campbell 1987). Devant la difficulté de démontrer les homologies, Romer (1936) et Forster-Cooper (1937) proposèrent chacun un système de nomenclature alphanumérique. Par la suite, Westoll (1949), White (1965), Jarvik (1968), Thomson & Campbell (1971) et Campbell & Barwick (1982a) apportèrent certaines modifications aux nomenclatures déjà existantes. Le tableau 3 établit la correspondance des terminologies proposées par divers auteurs en ce qui concerne plus particulièrement *Scaumenacia curta*. Récemment, Ahlberg (1991) et Cloutier & Ahlberg (1996) proposèrent une série d'homologies pour la majorité des os du toit crânien et de la joue (Tableau 1).

La nomenclature utilisée pour les os crâniens est principalement celle de Forster-Cooper (1937) avec les modifications apportées par Cloutier & Ahlberg (1996). On admet généralement que le toit crânien (Fig. 3A) est constitué de trois séries antéro-postérieures d'os et d'une série d'extrascapulaires dont le nombre et l'arrangement varient selon les espèces. La série médiane comprend les os F, E (pairs), D, C (pairs) et B ; latéralement aux os C et B se trouvent le pariétal (os J selon la terminologie de Forster-Cooper 1937 ; Tableau 1) et le postpariétal (os I selon la terminologie de Forster-Cooper 1937). La partie antérieure de la série latérale comprend une série d'os variables, soient les os Q, P, N, M, L et K ; le terme L s'applique généralement à deux os (L_2 et L_1). La partie postorbitaire de la série latérale comprend l'os X et les deux os Y (Y_1 et Y_2). La série supraorbitaire comprend les os 2 et 3. La série extrascapulaire comprend les os A, H, et Z ; l'os A est homologue à l'extrascapulaire médian d'autres groupes de sarcoptérygiens. Schultze (1969) et Thomson & Campbell (1971) ont défini la topographie générale de chacun de ces os. Toutefois, il est important de noter que chez les formes primitives telles *Diabolepis*, *Uranolophus*, *Dipnorhynchus* et *Speonesydrion*, les os E sont non différenciés de la mosaïque rostrale, plusieurs os D peuvent être présents, et les postpariétaux sont incorporés entre les os B et A.

SYSTÉMATIQUE PALÉONTOLOGIQUE

OSTEICHTHYES Huxley, 1880
SARCOPTERYGII Romer, 1955
RHIPIDISTIA Cope, 1887

AKINETIA Gardiner, 1984
DIPNOIFORMES Cloutier *in* Schultze, 1992
DIPNOI Müller, 1844

Famille PHANEROPLEURIDAE Huxley, 1861

DIAGNOSE. — Dipneuste avec de larges os B, C et E. Os D généralement absent. Ligne moyenne de fossettes présente sur l'os B. Longueur de la deuxième nageoire dorsale égale à plus du quart de la longueur totale de l'animal. Écailles et os dermiques sans cosmine.

Genre *Scaumenacia* Traquair, 1893

ESPÈCE TYPE. — *Scaumenacia curta* (Whiteaves 1881) ; Frasnien moyen, Formation d'Escuminac, Miguasha, Québec, Canada.

DIAGNOSE. — Hauteur maximale du corps d'environ le sixième de la longueur totale. Première nageoire dorsale peu élevée, ayant une hauteur maximale d'un huitième à un septième de sa longueur et qui s'insère au niveau du quatrième supraneural. Absence de radiaux ossifiés associés avec la première nageoire dorsale. Première nageoire dorsale correspondant à 16 % de la longueur totale de l'animal ; deuxième nageoire dorsale à 30 % de la longueur totale. Deuxième nageoire ayant une hauteur maximale correspondant aux deux tiers de la hauteur du corps.

Scaumenacia curta (Whiteaves, 1881)

DIAGNOSE. — Voir celle du genre.

DESCRIPTION

Whiteaves (1887 : 108) a décrit le toit crânien de *S. curta* comme étant formé de plusieurs plaques polygonales plus ou moins allongées longitudinalement, similaires à celles retrouvées chez *Dipterus*. Par la suite, le toit crânien a été illustré par quelques auteurs : Jaekel (1890, 1927), Eastman (1908), Hussakof (1912), Patten (1912), Goodrich (1925, 1930), Weitzel (1927), Holmgren & Stensiö (1936), Romer (1936, 1966), Stensiö (1947), Westoll (1949), Jarvik (1968, 1980), Graham-Smith (1978), Rosen *et al.* (1981), Cloutier (1996 ; Fig. 3) ; mais peu de ces derniers ont décrit la morphologie des os. Toutefois, le système sensoriel externe a été considéré plus explicitement par Stensiö (1947), Westoll (1949), Jarvik (1968), Thomson & Campbell (1971), Graham-Smith (1978) et Cloutier (1996).

Selon Goodrich (1909), l'arrangement des os du crâne de *S. curta* est le plus représentatif du groupe des dipneustes. Malgré cette affirmation, la morphologie détaillée du crâne de *S. curta* demeure peu connue hormis le travail de Cloutier (1996).

Dans la littérature, chacune des reconstitutions proposées correspond à un spécimen en particulier, qui ne représente pas l'ensemble de l'espèce. Jaekel (1927) avait même nommé un genre « *Canadipterus* », à partir d'un spécimen exceptionnel de *S. curta* qui présentait certaines variations morphologiques (Westoll 1949 ; Cloutier 1996).

Les os du toit crânien

La forme, la topographie et certains caractères descriptifs seront donnés pour chacun des os des séries médiane et latérale. La plupart des os du toit crânien de *S. curta* étant des os à canaux (Fig. 3A), je décrirai premièrement la position des canaux sensoriels par rapport à la topographie crânienne et, deuxièmement, les caractéristiques morphologiques de ces canaux.

Le système de la ligne latérale du toit crânien de *S. curta* comprend cinq canaux : (1) le canal supraorbitaire dans la série latérale, (2) le canal infraorbitaire, principalement sur la joue, (3) la commissure supratemporale dans la région postérieure du crâne, (4) le canal otique et (5) un segment de la ligne du corps dans l'os Z. On distingue trois lignes de fossettes : la ligne antérieure, la ligne moyenne et la ligne postérieure (Fig. 3A).

La série médiane. Elle couvre environ les deux tiers de la superficie totale du toit crânien chez *Scaumenacia*. Il s'agit donc de la principale composante du toit crânien de cette espèce. Chacun des os mésiaux occupe un territoire relativement grand par rapport à ceux des os crâniens des autres séries. L'os H est absent chez *S. curta*.

Les os E sont de forme trapézoïdale, environ trois fois plus longs que larges en moyenne, et plus larges antérieurement que postérieurement. Le centre de croissance de l'os E se situe un peu postérieurement au point central de l'axe médian de l'os. La marge antérieure de ces os est légèrement courbée vers le bas et ondulée latéralement. La partie descendante, à l'avant des os E, est plus mince que les autres os du crâne.

L'os D est absent, contrairement aux indications de Whiteaves (1887, pl. X, 2b), qui illustra un élément osseux entre la paire d'os E et la paire d'os C (NMC 4421). Seul le spécimen RMS.G 1887.20.10 possède un os D (Fig. 4 ; Cloutier 1996).

Les deux os C sont de forme approximativement trapézoïdale et environ 1,6 fois plus longs que larges. Leur centre de croissance est situé entre la moitié et le tiers postérieur de la longueur de l'os sur son axe médian. Pour un spécimen de taille moyenne, les os C ont une dimension à peu près égale aux os E.

L'os B, médian, est de forme heptagonale et relativement constante, et ce contrairement aux observations faites par Romer (1936) qui mentionne que cet élément est de forme variable. Chaque facette de l'os B correspond à une suture avec un os adjacent : antérieurement, il est bordé par la paire d'os C, latéralement par les pariétaux et postpariétaux, et postérieurement par l'os A. L'extrémité antérieure de l'os B se prolonge en pointe, se logeant entre la paire d'os C. La surface de l'os B est parcourue par les lignes de fossettes antérieures et moyennes droites et gauches ; la face interne est caractérisée par une crête antéro-postérieure médiane et une série de crêtes radiaires. Le centre de croissance se localise au centre géométrique de cet os. Cet élément osseux est le plus large du toit crânien.

L'os A, aussi médian, qui possède une marge postérieure arrondie, partage une suture principale avec l'os B et deux sutures antéro-latérales avec les postpariétaux ; la commissure supratemporale traverse l'os A transversalement. Outre ces caractères généraux, il n'y a que peu d'informations relatives à l'os A, étant donné qu'il n'est que très rarement préservé (par ex. BMNH P.6788, Fig. 5A ; BMNH P.5486, Fig. 5B). Westoll (1949) attribua cette faible fréquence de préservation au fait que cet os est mince et moins ossifié chez *Scaumenacia* que chez d'autres genres, tel *Dipterus*.

Le pariétal, qui porte une partie de la ligne antérieure de fossettes, est entouré latéralement par les os L_1, X et Y_1, mésialement par les os C et B, et postérieurement par le postpariétal. Sa taille est comparable à celle du postpariétal.

Le postpariétal est caractérisé en surface par les lignes de fossettes moyenne et postérieure et les pores du canal sensoriel de la commissure supratemporale ; le canal de cette commissure est logé en profondeur dans l'os. Westoll (1949 : 144, fig. 6E) illustra un os triangulaire postérieur au postpariétal droit, mais cette structure n'est pas un os indépendant ; il s'agit du processus postérieur du postpariétal (Fig. 3). Ce processus est semi-circulaire et possède une surface crénelée radiairement.

La série latérale. Les os de la série latérale sont traversés par les canaux sensoriels supraorbitaire et otique et un segment de la ligne du corps.

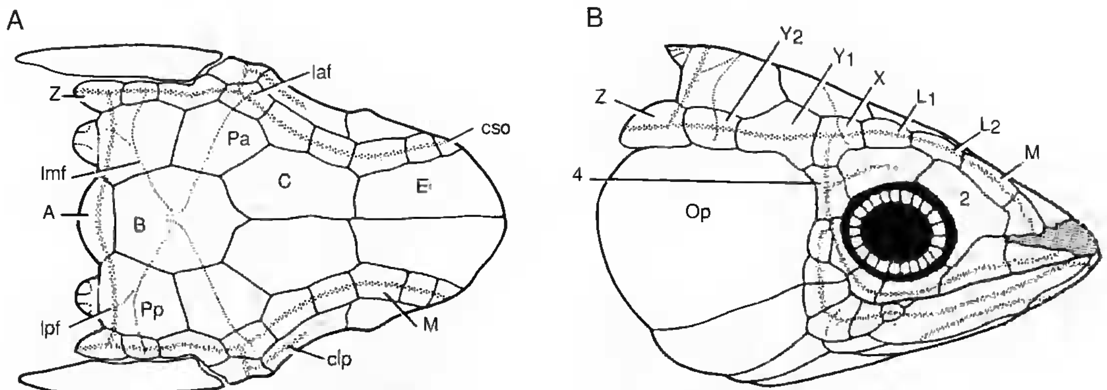


FIG. 3. — Reconstitution du crâne de *Scaumenacia curta* (Whiteaves) ; d'après Cloutier (1996). **A**, vue dorsale du crâne. **B**, vue latérale du crâne. Les dimensions des os de la série médiane (E, C, B, pariétaux et postpariétaux), de l'opercule et de l'orbite ont été calculées à partir des valeurs moyennes de l'échantillon. Le parcours des canaux céphaliques dorsaux et latéraux correspond à une disposition dite « normale » de symétrie.

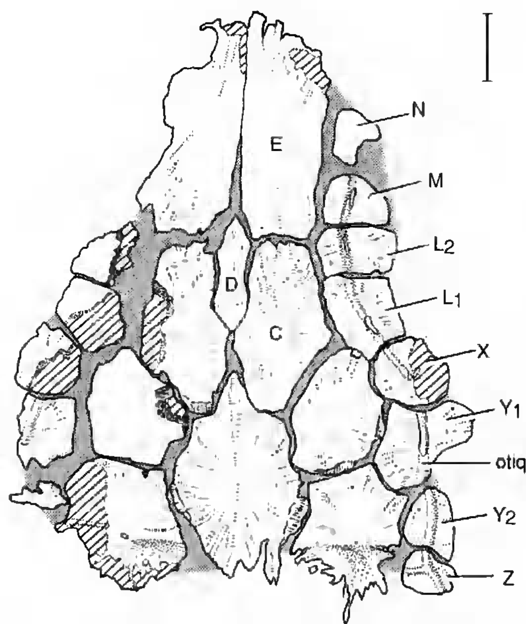


FIG. 4. — *Scaumenacia curta* (Whiteaves) ; vue interne du toit crânien du spécimen RMS.G 1887.20.10. À noter la présence de l'os D. Échelle : 5 mm.

Cette série montre des pores sensoriels en surface et une crête longitudinale sur la face interne (Fig. 4).

Selon Thomson & Campbell (1971), Westoll (1949) se serait basé uniquement sur la topographie pour nommer les os antérieurs à l'os X et établir ainsi son système complexe de fusions. La difficulté d'établir une terminologie adéquate pour ces os résulte de leur grande variabilité intraspécifique et interspécifique (forme, nombre et position).

L'os O, l'élément osseux le plus antérieur de la série latérale, est limité médialement par l'os E et latéralement par les os 2 et 1a. L'os N est bordé médialement seulement par l'os E et latéralement par l'os 2, alors que l'os M est limité médialement par l'os E et la partie antérieure de l'os C. L'os L_2 est bordé mésialement par l'os C et latéralement par l'os 2 et par la partie antérieure de l'os 3. L'os L_1 est bordé par les os L_2, C, le pariétal, les os X et 3. Le terme L_1 a été choisi de préférence au terme K utilisé par plusieurs auteurs, l'os K étant défini par Schultze (1969) et Thomson & Campbell (1971) comme étant l'os portant l'extrémité antérieure de la ligne antérieure de fossette.

L'os X (« KX » de Schultze 1969, 1977) est situé entre le pariétal, les os Y_1, 4, 3 et L_1. Les canaux supraorbitaire et infraorbitaire se joignent dans cet os. La ligne antérieure de fossettes se termine en surface de l'os X, près de la suture partagée avec l'os 3. Schultze (1969, 1977) décrit l'os KX comme étant l'os qui porte l'extrémité antérieure de la ligne antérieure de fossettes ainsi que la bifurcation des canaux supraorbitaire et infraorbitaire. Il mentionne qu'il s'agit plutôt d'une appellation topologique qui n'implique pas un concept d'homologie.

L'os Y_1, environ deux fois plus long que large, est incurvé latéralement vers la joue. La bordure antérodorsale de l'opercule vient s'accoler sur la marge latérale concave de l'os Y_1. Aucun des spécimens étudiés n'a fourni d'information supplémentaire sur ce que Jarvik (1980) identifia comme une échancrure spiraculaire (« *spiracular notch?* ») sur l'os Y_1 (« X » de cet auteur). L'os Y_2 est limité mésialement par le postpariétal et reçoit la ligne moyenne de fossettes. La marge postérieure de l'os Y_2 est oblique à cause d'un recouvrement par l'os Z.

L'os Z, qui termine postérieurement la série latérale, est généralement plus grand que l'os Y_2 et sa marge postérieure est arrondie. La commissure supratemporale délimite sur cet os la fin du canal otique et le début de la ligne du corps (Fig. 4). Selon Jarvik (1968, 1980), la série latérale se terminerait par un os « Zp » portant un segment de la ligne du corps. Cet élément n'a été observé sur aucun des spécimens. Tel qu'illustré par Jarvik, l'os « Zp » occuperait une position relativement éloignée de la marge postérieure du dermocrâne et vraisemblablement du neurocrâne. Ainsi, cet os serait uniquement rattaché au crâne par une suture étroite avec l'os Z. De plus, la forme de la marge postérieure de l'os Z ne suggère pas qu'il y ait un os postérieur. À cause de l'ensemble de ces observations, l'existence de l'os « Zp » est douteuse.

Le parcours des canaux sensoriels. Le parcours des canaux céphaliques dorsaux est illustré sur la figure 3A. Les canaux de la ligne latérale passent en profondeur dans les os dermiques du crâne. Une crête marque le trajet des canaux sur la face

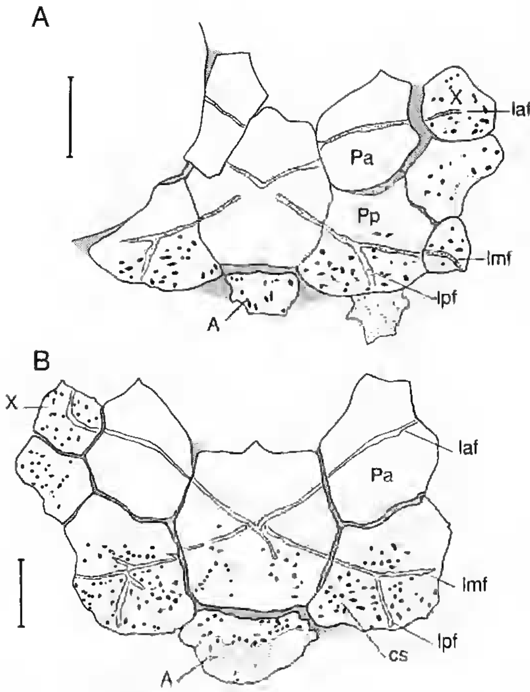


Fig. 5. — *Scaumenacia curta* (Whiteaves). Partie postérieure du toit crânien montrant le parcours de la commissure supratemporale sur les postpariétaux et l'extrascapulaire médian (os A). **A**, spécimen BMNH P.6788 ; la commissure supratemporale passe exclusivement dans l'extrascapulaire médian. **B**, spécimen BMNH P.5486 ; la commissure supratemporale passe à la fois dans l'extrascapulaire médian et dans l'os B. Les trajectoires de la commissure supratemporale et du segment otique du canal supraorbitaire sont déduites de la position des pores des canaux sensoriels à la surface des os. Échelles : 5 mm.

interne des os, et, à partir de ces canaux, des canaux secondaires ramifiés ou non atteignent la surface de l'os et communiquent avec le milieu environnant par des pores sensoriels (Fig. 5A, B). Ces pores, situés au-dessus des centres de croissance des os, sont circulaires et deviennent de plus en plus ovoïdes lorsqu'ils occupent une position latérale plus périphérique par rapport aux centres de croissance (Fig. 6A, B).

Le nombre et la position des pores sur un os varient d'un individu à l'autre. Toutefois, de nouvelles données sur le patron des canaux sensoriels d'*Andreyevichthys* montrent que la trajectoire de ces canaux secondaires est relativement constante d'un individu à l'autre pour un os donné (obs. pers.). De façon générale, pour un même os, les individus de grande taille ont plus de pores que les individus de petite taille. Si l'on compare l'anatomie de *S. curta* à celle des Osteichthyes primitifs actuels, les neuromastes, groupés ou non, absents chez les fossiles, étaient probablement logés à la base des renflements dans les canaux sensoriels annelés. La base des canaux est perforée par des canalicules. Ces canalicules devaient loger les ramifications nerveuses reliant les canaux sensoriels aux divers rameaux latéraux des nerfs crâniens.

Les lignes de fossettes du toit crânien passent sur la surface des os. Le plancher des lignes de fossettes présente des seuils séparant des ensembles de 3 à 6 pores canaliculaires (Fig. 5A). Les neuromastes se situaient probablement dans le sillon en auge des lignes, au-dessus des pores canaliculaires.

1. Le canal supraorbitaire : une série de pores a été observée sur la marge antérieure des os E du spécimen ULQ 69. En raison de leur position antérieure sur le crâne, de leur proximité avec les pores sensoriels du canal supraorbitaire et de la possibilité d'un arrangement rectiligne pour certains de ces pores, cinq hypothèses d'interprétation sont ici proposées. Ces pores peuvent ainsi correspondre : (1) soit à ceux d'une ligne de fossettes commençant le canal supraorbitaire ; (2) soit à ceux d'une commissure rostrale ; (3) soit à ceux du canal supraorbitaire ; (4) soit aux pores des ampoules mécanoréceptives (Bemis & Northcutt 1992) ; (5) soit aux pores de vaisseaux sanguins. Cependant, il est possible que les pores présents puissent être interprétés à la lumière d'une combinaison de ces hypothèses.

Le canal supraorbitaire a son origine sur l'os O et traverse les éléments de la série latérale jusqu'à la ramification du canal infraorbitaire sur l'os X.

Le parcours du canal supraorbitaire est intimement lié aux centres de croissance des éléments osseux qui le supportent (Graham-Smith 1978), même si, à l'occasion, ces territoires présentent des anomalies. Ainsi le spécimen de *S. curta* (AMNH 11570) (Fig. 6A), dessiné par Westoll (1949 : 144, fig. 6h) et redessiné à partir de cette illustration par Thomson & Campbell (1971 : 37, fig. 11), montre que le trajet gauche du canal supraorbitaire tel qu'illustré est erroné puisqu'il passe non pas du « M + L_2 » au « L_1 + K » de Westoll, mais dans l'élément considéré comme

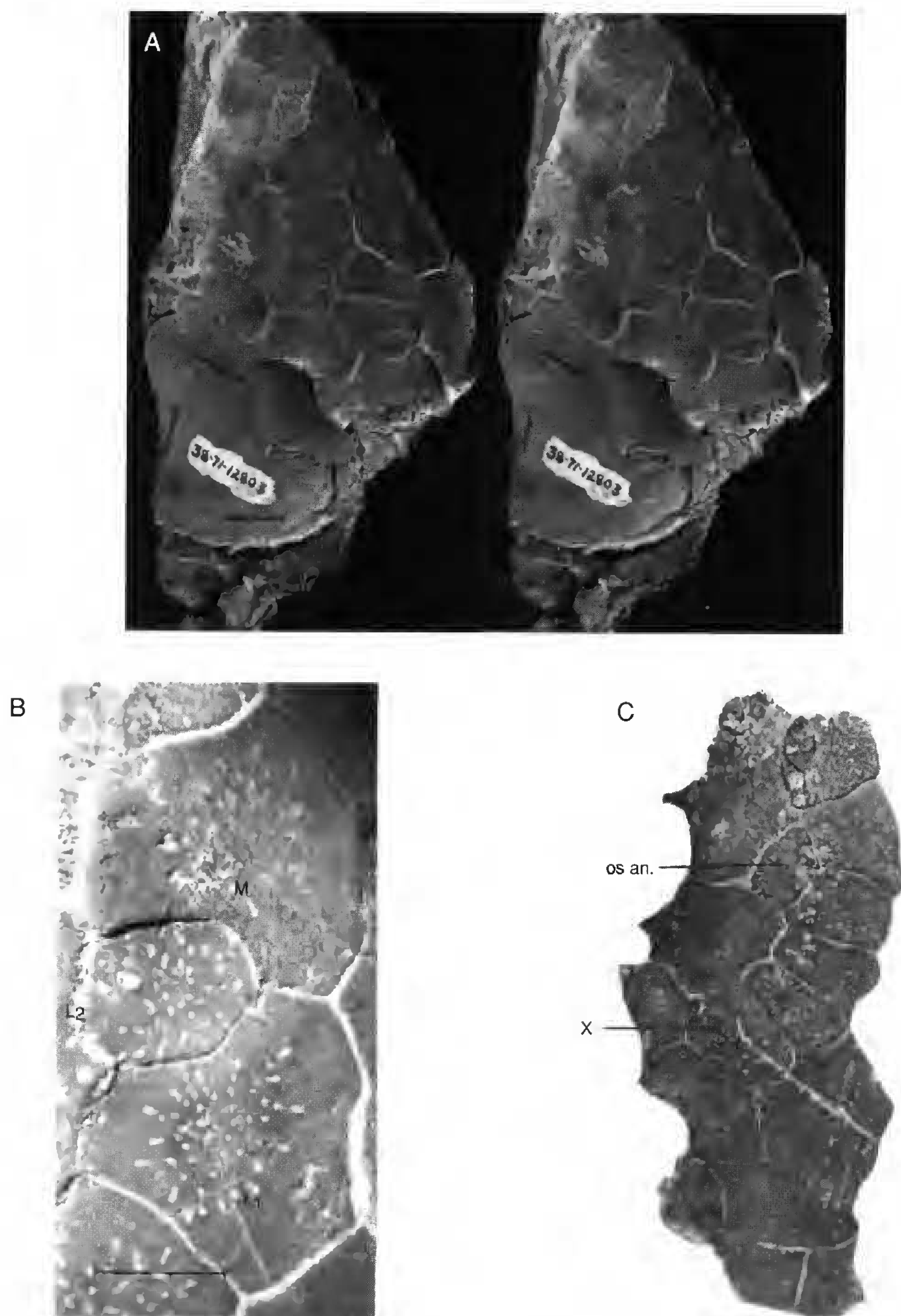


FIG. 6. — **A**, *Scaumenacia curta* (Whiteaves). AMNH 11570 (ancien numéro AMNH 38-71-12803) : paire stéréoscopique de la vue latérale gauche du toit crânien montrant la série d'os latérale. Échelle : 1 cm. **B**, *Scaumenacia curta* (Whiteaves). AMNH 11570 : exemple de concurrence entre les os L_1, L_2 et M (détail de A). À noter la position des pores sensoriels à la surface des os. Échelle : 5 mm. **C**, *Scaumenacia curta* (Whiteaves). MHNM 04-12-74 : vue latérale gauche du toit crânien montrant un os anamestique (x 0,77).

anamestique par cet auteur. Le canal parcourt les os L_1, L_2 et M (Fig. 6A, B).

2. Le canal infraorbitaire : circulant principalement sur la joue, il débute dans l'os X, à partir du canal supraorbitaire et se dirige vers la région sous-orbitaire de la joue (Fig. 3B). Une description détaillée du parcours du canal infraorbitaire se trouve dans les travaux de Stensiö (1947) et de Cloutier (1996).

Un court canal bifurque du canal infraorbitaire à partir de l'os 4 pour se terminer environ aux deux tiers de la longueur de l'os 3 (Fig. 3B). Tandis que Stensiö (1947 : 138-139) décrit ce court canal comme étant un large tube pouvant être une partie vestigiale de la ligne profonde (« *profundus line* »), Thomson & Campbell (1971) l'interprètent comme une courte branche du canal infraorbitaire. Chez *Amia calva* (Actinopterygii), le rameau postorbitaire du canal infraorbitaire (Allis 1889) occupe une position similaire au court canal retrouvé chez *S. curta* et certaines autres espèces de Dipnoi. Je propose d'utiliser le terme de ligne profonde afin de conserver une homogénéité de nomenclature au sein des gnathostomes (Northcutt 1989).

Le canal préoperculaire bifurque du canal infraorbitaire dans l'os 8 et se dirige vers la marge postérieure de la joue puis vers la mâchoire inférieure (Fig. 3B ; Cloutier 1996).

3. Le canal otique : il établit la connexion entre le canal supraorbitaire et la partie céphalique de la ligne du corps. Ce canal traverse les os X, Y_1, Y_2 et il se termine sur l'os Z, à la bifurcation où se joint la commissure supratemporale.

4. La commissure supratemporale : elle relie les deux branches latérales des canaux supraorbitaires et des lignes du corps. Le trajet de la commissure supratemporale, soit les os Z-postpariétal-A-postpariétal-Z, a été étudié par Stensiö (1947), Westoll (1949), Jarvik (1968, 1980), Thomson & Campbell (1971), Graham-Smith (1978) et Cloutier (1996). Le canal de la commissure supratemporale s'arque légèrement vers le centre de croissance du postpariétal, mais passe postérieurement aux lignes de fossettes moyennes et postérieures (Fig. 5A-B). Sur certains individus [par ex. BMNH P.5486 (Fig. 5B) ; BMNH P.60497 (Fig. 7A-B, D)], le canal de la commissure supratemporale passe dans les angles latéro-postérieurs de l'os B avant de pénétrer dans l'os A, s'il le pénètre.

5. La ligne du corps : le segment céphalique de la ligne du corps est présent dans l'os Z. La ligne latérale du corps se poursuit dans les écailles jusqu'au lobe de la nageoire caudale.

6. Les lignes de fossettes : Graham-Smith (1978) a montré la relation entre le trajet des lignes de fossettes et les centres de croissance des os pour différentes espèces de gnathostomes, dont *S. curta*.

Les différents parcours des lignes de fossettes seront décrits ci-dessous mais il est à noter que les trajets sont plus ou moins variables d'un individu à l'autre. Ainsi la ligne antérieure de fossettes [(« *anterior portion of posterior pit-line* » de Jarvik (1968, 1980) ; « *pit-line groove situated superficially to the blindly ending tube* » de Stensiö (1947 : 139)] débute au centre de l'os B puis se dirige antéro-latéralement jusque sur l'os X, traversant le pariétal (Figs 5A-B, 6A, 7B). La ligne moyenne de fossettes commence postérieurement à la ligne antérieure près du plan de symétrie sur l'os B et elle circule postéro-latéralement jusqu'à l'os Y_2 (Fig. 5A). Cette ligne s'incurve sur le postpariétal, passant au-dessus du centre de croissance de cet os. Les homologues bilatéraux des lignes antérieures et moyennes ne sont que très rarement en contact (voir Fig. 5A-B). La ligne postérieure de fossettes [« *posterior portion of posterior pit-line* » de Jarvik (1968, 1980)] débute en moyenne au-dessus du centre de croissance du postpariétal, postérieurement à la ligne moyenne, et se dirige vers le milieu de la marge postérieure de cet os sans toutefois l'atteindre. La ligne postérieure se termine au-dessus ou un peu postérieurement à la commissure supratemporale. Généralement, les lignes de fossettes traversent deux os adjacents au point milieu des lignes de sutures de ces os.

DESCRIPTION DES VARIATIONS

VARIATIONS MORPHOLOGIQUES DES OS

La morphologie des os du toit crânien de *S. curta* varie légèrement d'un spécimen à l'autre. Certains des spécimens étudiés montrent des variations caractéristiques qu'il est possible de

décrire, telles, la présence d'os surnuméraires, la fusion de certains os, la concurrence spatiale entre éléments adjacents et la variation dans le parcours des canaux sensoriels.

Os surnuméraires

Chez les dipneustes fossiles, deux types d'os surnuméraires se rencontrent fréquemment : il s'agit des os anamestiques (Westoll 1936) et des os intrasuturaux (Jarvik 1950 ; Beltan 1962).

Parmi les spécimens examinés, seul le spécimen MHNM 04-12-74 (Fig. 6C) présente un os anamestique. Cet os est situé entre les os 2 et 3, et les os L_2 et M de gauche. Toutefois, aucun des spécimens observés au cours de la présente étude ne possédait d'os intrasutural. Les os variables de la série latérale portant une partie du canal supraorbitaire n'ont pas été considérés comme anamestiques. Toutefois, Romer (1936 : 249, fig. 3b) illustra un crâne où il identifia deux « *extra-elements* » : l'os inclus entre l'os C et le pariétal semble être effectivement un os anamestique, mais le second élément que Romer considéra comme un os anamestique est en réalité l'os L_1. Westoll (1949 : 144, fig. 6c ; Fig. 7C) représenta un os anamestique situé latéralement à l'os identifié comme étant l'os « Q+N+M+L_2 » ; ce spécimen illustré par Westoll (1949, fig. 6c) est le spécimen BMNH P.60497. Cependant cet os est traversé par un segment du canal supraorbitaire, tel qu'illustré à la figure 7B et D, donc il s'agit probablement de l'os O plutôt que d'un os anamestique.

La région des os L est sujette à une variation dans le nombre d'os. Le spécimen MHNM 04-12-74 (Fig. 6C) présente un os surnuméraire (deux os L_1' et L_1" à la place du seul L_1), puisque quatre os, et non trois, limitent la marge latérale de l'os C droit. Le spécimen AMNH 11573 (Fig. 9) présente plusieurs os de la série latérale entre les os N et X. Selon leur position relative aux os E et C, ces os sont interprétés comme étant les os M", M', L_2, L_1", et L_1'.

Concurrences spatiales et fusions

Lehman (1959) mentionna que la forme et le nombre des os dermiques sont souvent très variables d'un individu à l'autre pour la plupart des espèces de Dipnoi. La concurrence spatiale et la fusion d'os adjacents sont les deux sources majeures de cette variabilité chez *S. curta*.

Concurrences spatiales. Les os dermiques du toit crânien de *S. curta* ne se chevauchent presque pas, à l'exception de quelques spécimens où la pointe antérieure de l'os B se prolonge quelque peu antéro-latéralement sous la paire d'os C. Ainsi, il semble juste de supposer que, durant la morphogenèse et la croissance de *Scaumenacia*, les os butaient les uns sur les autres lorsqu'ils entraient en contact. Donc la forme de ces os dermiques (et la position des sutures) relève principalement de l'interaction entre chacun de ces os. Bien que les lignes de suture demeurent franches au cours de la croissance de *S. curta*, elles deviennent légèrement sinueuses chez les individus de grande taille. L'accroissement des os du toit crânien de *S. curta* se faisait donc par un accroissement superficiel sur toute la surface de l'os et un accroissement périphérique au niveau des sutures.

Chez *Scaumenacia*, les concurrences spatiales ont été classées en deux catégories, mineures et majeures. La concurrence mineure correspond à une modification dans la forme de la ligne de suture, mais non dans sa position, alors que la concurrence majeure s'observe lorsque la forme et/ou la taille de certains os diffèrent notablement de leur forme ou de leur taille normales. Quelques exemples représentatifs des deux types de concurrence spatiale sont présentés aux figures 7-9 et à la figure 6A, B et elles sont décrites ci-dessous.

1. Concurrence mineure : le spécimen MHNM 04-24 présente deux sutures dentelées entre l'os B et la paire d'os C (Fig. 7A). La dentelure de la suture est similaire de chaque côté du plan médian du crâne. Il semble que ce soit l'os B qui ait envahi le territoire des os C.

Le spécimen ULQ 1423 montre le postpariétal gauche ayant deux sutures ondulées, l'une avec le pariétal et l'autre avec l'os B (Fig. 7B). La marge latérale du postpariétal est normale. Le postpariétal gauche semble avoir envahi partiellement le territoire de l'os B et avoir « induit » une déformation de la suture commune aux os B et postpariétal droit. La déformation de la ligne de suture s'effectue surtout près du point où traversent les lignes moyennes de fossettes (voir aussi Fig. 9, spécimen AMNH 11573).

Sur plusieurs spécimens, la suture médiane aux os C est ondulée dans la région des centres de croissance de ces os (Figs 7A, 9). Ce type de concurrence mineure peut affecter les dimensions de la largeur des os C (X 14 et X 15). Un phénomène similaire s'observe pour la paire d'os E.

2. Concurrence majeure : Westoll (1949 : 144, fig. 6c ; Fig. 8A, C) illustra un crâne où l'on observe une concurrence majeure entre les os B et E gauche. Ce spécimen illustré par Westoll est ici représenté à la figure 7A-B ; il s'agit du spécimen BMNH P.60497. L'os C gauche est absent ; il n'y a aucune indication de fusion entre l'os C gauche et les os B ou E. L'os C gauche étant absent, l'os E gauche est prolongé postérieurement, alors que le côté gauche de l'os B est plus développé, occupant la majeure partie du territoire potentiel de l'os C. Un autre exemple de concurrence majeure est représenté à la figure 6A, B. En relation avec l'os L_2, il est possible que la croissance de cet os ait été inhibée temporairement ou que l'amorce de l'ossification ait été retardée, puisque les os L_1 et M ont envahi simultanément le territoire normalement réservé à cet os.

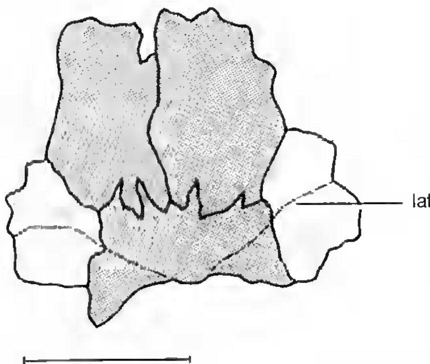
Fusions. Pour les besoins de la présente étude, seuls les cas évidents de fusions ont été considérés, c'est-à-dire les os qui présentent plusieurs centres de croissance bien visibles sur le même élément osseux.

Tous les os des séries médianes et latérales n'étaient pas présents sur tous les toits crâniens observés (N = 101). Le tableau 2 résume les fréquences d'observation de fusion par rapport au nombre de spécimens où l'os en question était présent. Romer (1936) mentionne que certaines fusions (exemple, la fusion des deux os E) sont fonction de l'âge des individus. Étant donné qu'il n'est pas possible actuellement de déterminer l'âge précis des spécimens, la croissance de l'os B a été choisie comme étalon représentatif de la croissance générale des individus. Les dimensions logarithmiques de l'os B (Y 1 et Y 4) ont été utilisées pour deux raisons. Premièrement, l'os B est l'élément du toit crânien le plus souvent préservé sur les spécimens. Deuxièmement, le logarithme de la largeur de l'os B (Y 4) est fortement corrélé avec le logarithme de la longueur totale de l'individu (r = 0,890699 ; N = 24 ; P < 0,001). La longueur de l'os B étant comprise dans la longueur totale de l'individu, j'ai préféré utiliser la largeur de l'os B pour estimer la longueur totale, afin de minimiser les phénomènes de dépendance mathématique et de fausses corrélations. Le logarithme de la longueur totale (Y 0) peut être estimé à partir du logarithme de la largeur de l'os B (Y 4) suivant l'équation de la droite d'estimation :

$$Y\ 0 = 1{,}38305 + 0{,}94349\ Y\ 4$$

la variance de la pente est égale à 0,01054. Le

A



B

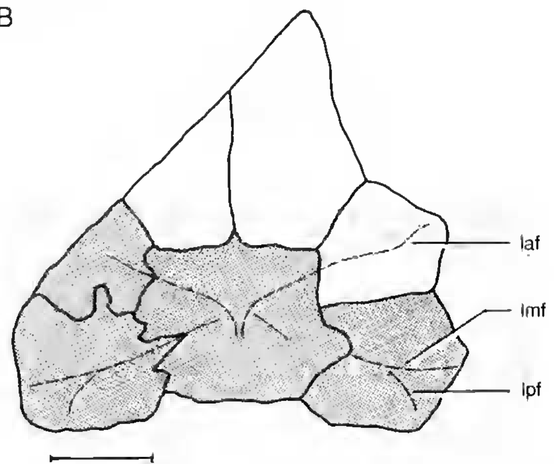


FIG. 7. — Cas représentatifs de concurrences spatiales mineures chez *Scaumenacia curta* (Whiteaves). **A**, spécimen MHNM 04-24 ; concurrence entre les os C et **B**. **B**, spécimen ULQ 1423 ; concurrence entre l'os B et les postpariétaux ainsi qu'entre le pariétal et le postpariétal gauches. Le gris indique les os avec concurrence spatiale. Échelles : 5 mm.

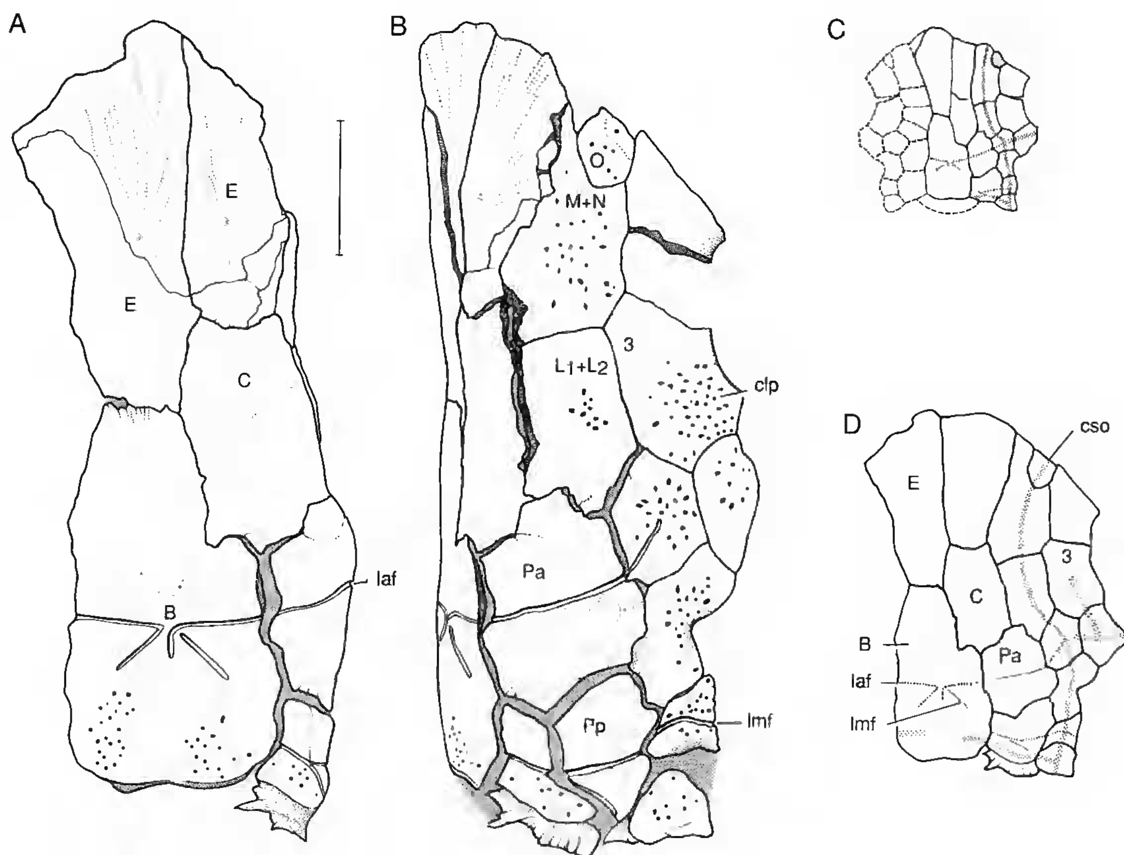


FIG. 8. — Cas représentatif de concurrence spatiale majeure (A, B) Toit crânien de *Scaumenacia curta* (Whiteaves), spécimen BMNH P.60497. **A**, vue dorsale. **B**, vue dorso-latérale. **C**, reconstitution du spécimen BMNH P.60497 tel qu'illustré par Westoll (1949, fig. 6c) ; l'os en gris représente l'os considéré comme étant anamestique par Westoll (1949). **D**, nouvelle reconstitution et interprétation du spécimen BMNH P.60497. Échelle pour A et B : 1 cm.

diagramme de dispersion bilogarithmique de la largeur de l'os B (Y 4) en fonction de la longueur de l'os B (Y 1), pour un échantillon de cinquante et un spécimens, est illustré à la figure 10A. L'ellipse d'équiprobabilité (95 %) a été construite à partir des statistiques pertinentes (vecteur moyen et matrice de covariance de l'échantillon) et de la distribution du T^2 de Hotelling. Les lettres figuratives de la figure 10B correspondent aux spécimens présentant diverses anomalies [concurrences spatiales (a) et fusions (b-g)] et provenant de l'échantillon représenté à la figure 10A. Ces lettres ont été tracées suivant les dimensions des spécimens à l'intérieur de l'ellipse calculée initialement. L'examen de la figure 10B nous informe que les spécimens ayant une anomalie se distribuent le long de la tendance de croissance à partir d'une taille légèrement inférieure à la taille moyenne. Au cours de la croissance, il ne semble pas y avoir d'augmentation progressive du nombre d'individus ayant une des déformations décrites.

Le processus de fusion de deux os adjacents se fait graduellement au niveau de la suture. Les lettres b et c (Fig. 10B) correspondent à deux spécimens (AMNH 11571 et 11573, Fig. 9) présentant des fusions partielles de croissance. D'après l'observation de ces spécimens, il semble que le processus de fusion entre deux os adjacents (E droit avec C droit, C avec C, B avec pariétal droit) débuterait à partir du milieu de la suture. Ce processus peut débuter à différents

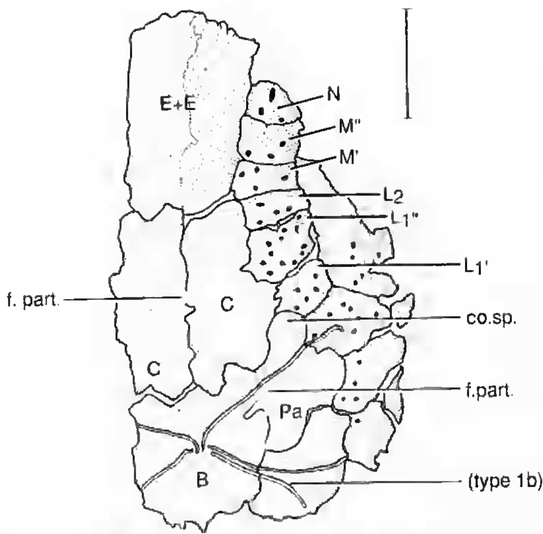


FIG. 9. — *Scaumenacia curta* (Whiteaves) ; spécimen AMNH 11573. À noter la présence de plusieurs types de variation chez un même individu : fusion des os E, fusion partielle des os C, concurrence spatiale mineure entre le pariétal droit et l'os B, concurrence spatiale majeure entre le pariétal droit et la série d'os latéraux, variation des lignes de fossettes de type 1b. Échelle : 5 mm.

stades de croissance des individus (Fig. 10B).

La fusion de la paire d'os E avait été mentionnée par Romer (1936), et Westoll (1949) a remarqué que sur dix-huit spécimens présentant ces os, deux montraient la fusion des os E. Pour la présente étude, une fréquence un peu plus élevée a été obtenue, soit six fusions pour quarante-deux spécimens [par ex. AMNH 11573 (Fig. 9) ; MHNM 04-63, 04-155]. Ce type de fusion a été rencontré sur des spécimens de taille moyenne (Fig. 10Bd).

Un seul spécimen [MHNM 04-125 (Fig. 10Be)] était caractérisé par une fusion complète de croissance de l'os B. Sur ce spécimen, l'os B est fusionné avec l'os C droit.

Le nombre d'os de la série latérale, antérieurs à l'os L_1, varie de un à six. Malgré la grande variabilité des os de cette série, il est souvent difficile de déterminer s'il s'agit d'une fusion ou d'une concurrence majeure. Westoll (1949 : 145) a présenté des tableaux de fréquences pour les « fusions » des os de la série latérale. Il est préférable d'omettre ces données de la littérature, étant donné que cet auteur semble avoir défini son système de fusions de façon arbitraire ; de plus, j'estime que les exemples de fusions qu'il a illustrés sont erronés. D'après l'échantillon étudié, environ un spécimen sur quatre montre une anomalie dans la région des os L_1 et L_2 (par ex. AMNH 5912, 9845, 11571, 11575). Sur quelques spécimens, la taille et la forme de certains éléments de la série latérale antérieurs à l'os X (principalement les os L_1 et L_2) indiquent qu'il y aurait eu probablement une fusion de croissance survenue tôt dans le développement de l'organisme. La fusion de tous les os latéraux, antérieurs à l'os L_1 ainsi que la fusion de l'os X, font ici l'objet d'une étude détaillée.

La fusion de croissance impliquant tous les os de la série latérale, antérieurs à l'os L_1, est la fusion la plus fréquemment observée (par ex. AMNH 11576, ULQ 1069). Sur les spécimens où la série latérale (gauche ou droite) est préservée entièrement, près du tiers des spécimens est caractérisé par la fusion des os antérieurs à l'os L_1 (Tableau 2). Cette fusion (Fig. 10Bf) a été observée uniquement sur des spécimens plus grands que la moyenne. Du fait que cette fusion implique plusieurs os, il semble raisonnable de l'interpréter comme pouvant être reliée à l'âge des spécimens. Cette observation laisse supposer que les fusions ne se font pas toutes simultanément, mais graduellement au cours de la croissance. La fusion de deux éléments de la série

TABLEAU 2. — Fréquences observées de fusions des os dermiques dans un échantillon de 101 crânes de *Scaumenacia curta* (Whiteaves).

Os	Nombre d'os		
	Examinés	Fusionnés	Non-fusionnés
X (droit)	34	1	33
X (gauche)	27	5	22
Latéraux antérieurs à l'os L_1 (droits)	17	7	10
Latéraux antérieurs à l'os L_1 (gauches)	15	4	11
E (paire)	42	6	36
B	90	2	88

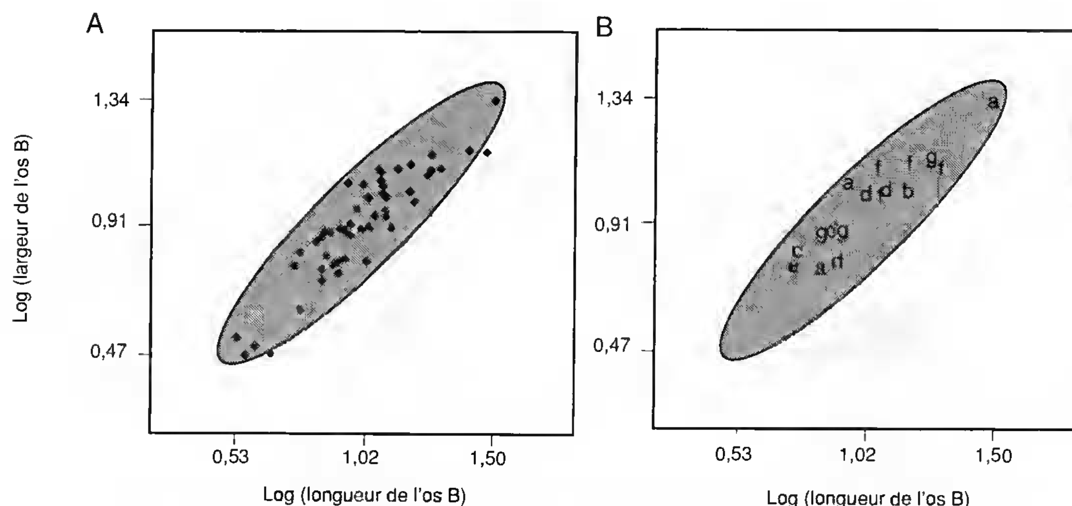


FIG. 10. — A, diagramme de dispersion du logarithme de la largeur de l'os B (Y 4) en fonction du logarithme de la longueur de l'os B (Y 1), pour cinquante et un spécimens de *Scaumenacia curta* (Whiteaves). B, même diagramme où figurent seulement les spécimens présentant des anomalies ; **a**, compétition spatiale ; **b**, fusion partielle entre les os E et C ; **c**, fusion partielle entre les deux os C et entre l'os B et le pariétal droit ; **d**, fusion ontogénétique entre les deux os E ; **e**, fusion ontogénétique entre les os B et C droit ; **f**, fusion de tous les os antérieurs à l'os L1 ; **g**, fusion de l'os X avec les os Y1, L1 ou 3. Les axes sont gradués avec les valeurs minimale, moyenne et maximale.

latérale se rencontre fréquemment sur des individus de toutes tailles.

Sur un échantillon de soixante et un spécimens où l'os X était présent, six spécimens montrent la fusion de l'os X avec un os adjacent : quatre avec l'os Y_1 (AMNH 5912, 11571, FMNH 6244, spécimen non numéroté du NMC), un avec l'os L_1 (ULQ 4) et un avec l'os 3 (MHNM 04-34). La proportion observée du nombre de fusions (Tableau 2) pour le côté droit diffère significativement de celle observée pour le côté gauche. L'hypothèse de l'égalité des proportions a été rejetée, au seuil de signification $\alpha = 0,05$, suivant la méthode basée sur l'écart-réduit (Schwartz 1963 : 58) et suivant la méthode basée sur la loi hypergéométrique (Dagnelie 1978). Ainsi la fusion de l'os X gauche serait plus fréquente que la fusion de l'os X droit. La fusion de l'os X a été observée sur des spécimens de taille moyenne et supérieure à la moyenne (Fig. 10Bg). Bien que cette asymétrie soit significative chez *S. curta*, il n'y a aucune mention dans la littérature de phénomènes analogues, tant chez les formes de dipneustes fossiles que chez les récentes.

Les os de la série médiane sont plus souvent préservés que ceux des séries latérales parce que ces os occupent une grande superficie et qu'ils sont rattachés plus solidement à l'endocrâne que les os de petite taille. Ainsi, les os de taille relativement grande résistent plus aux agents taphonomiques. Il est probable que les éléments fusionnés, particulièrement ceux de la série latérale, étaient préservés plus souvent que les os non-fusionnés. Ainsi, le nombre de fusions, surtout pour les petits os, pourrait être surestimé.

Les fusions entre les éléments osseux d'une même série sont plus fréquentes que celles impliquant les os de séries différentes. De plus, les fusions antéro-postérieures semblent plus nombreuses que les fusions latéro-mésiales.

Types de variation des lignes de fossettes

Les variations observées au niveau des lignes de fossettes sont classifiées en trois types majeurs (Tableau 3). Ces types de variations sont établis en fonction de la fréquence d'observation, de l'importance relative et de la nature de la variation. Dans l'échantillon étudié (N = 61), moins de la moitié des spécimens (45,9 %) ont un arrangement des lignes de fossettes dit « normal ».

Type 1. La variation de type 1 se caractérise par

la prolongation de la ligne postérieure de fossettes à partir du postpariétal jusqu'au centre de l'os B, parallèlement au cours de la ligne moyenne. Cette variation est présente soit du côté gauche (type 1a) ou du côté droit [type 1b ; AMNH 11573 (Fig. 9)] soit de façon symétrique (type 1c ; BMNH P.60498). La variation de type 1 caractérise près du quart de l'échantillon (Tableau 3). Westoll (1949) et Jarvik (1968) ont représenté ce type de variation dans leur illustration de *S. curta*.

Type 2. Le second type (Tableau 3) regroupe un ensemble de variations où le parcours des lignes de fossettes est fortement asymétrique (Fig. 11 ; LTC 17, ULQ 15, RM 14772b, MHNM 04-171). Westoll (1949) a décrit une variation dans le parcours des lignes antérieures et postérieures du côté droit correspondant au type 2. La répartition des lignes de fossettes sur l'os B du spécimen LTC 17 (Fig. 11A) présente une forte asymétrie et seule une partie des lignes antérieure et moyenne du côté gauche peut être identifiée. Sur le spécimen ULQ 15 (Fig. 11B), la ligne postérieure gauche est absente alors qu'une courte ligne est présente antérieurement à la ligne de fossettes gauche. La ligne moyenne des fossettes droite ne passe pas sur l'os B et la ligne antérieure droite s'incurve vers la ligne moyenne gauche (Fig. 11C ; RM 14772b). Les lignes antérieure et moyenne du côté droit du spécimen MHNM 04-171 (Fig. 11D) sont en contact et la ligne antérieure gauche suit partiellement le trajet de la ligne moyenne droite sur l'os B.

Type 3. Le type de variation dit de type 3 comprend plusieurs variations qui ne sont pour la plupart ni répétitives ni fortement asymétriques. Les spécimens observés présentent les variations suivantes : (1) la ligne antérieure de fossettes gauche est discontinue entre l'os B et le pariétal ; (2) la ligne antérieure de fossettes est dédoublée du côté droit ; (3) les lignes antérieures de fossettes sont discontinues sur l'os B ; (4) la ligne moyenne de fossettes à droite est discontinue entre l'os B et le postpariétal (ULQ 1423a ; Fig. 7B) ; (5) il y a des ramifications à partir de la ligne moyenne de fossettes sur le côté gauche (BMNH P.5486 ; Fig. 5B) ; (6) la ligne moyenne de fossettes est absente soit du côté droit, soit du côté gauche (BMNH P.60497 ; Fig. 8A) ou des deux côtés (RMS.G. 1897.51.174) ; (7) les lignes moyennes de fossettes sont prolongées médio-postérieurement sur l'os B ; (8) les deux homologues bilatéraux des lignes antérieures (BMNH P.6788, P.5486 ; Fig. 5A-B) et moyennes ont un point d'intersection unique ; (9) il y a des ramifications à partir de la ligne postérieure de fossettes sur le côté gauche ou droit (BMNH P.60540).

VARIATIONS MORPHOMÉTRIQUES DES OS

Avant de commencer la description des variations morphométriques de *Scaumenacia*, je ne peux passer sous silence le travail classique de Olson (1951) sur la croissance et la variation de *Diplocaulus* (Amphibien du Permien des États-Unis). Olson a su interpréter certaines tendances majeures de variations pour des espèces fossiles, à partir de méthodes statistiques bidimensionnelles. Ultérieurement, Jolicœur & Mosimann (1960) et Jolicœur (1963a, b) ont montré comment la méthode des composantes principales permettait aux morphologistes de décomposer la variation morphométrique de manière quantitative, et de séparer la variation de la taille de celle de la forme. La variation de la taille de plusieurs structures intégrées reflète principalement la composition d'âge de l'échantillon. Je considère que les variations de forme pure et de forme reliée à la taille (allométrie) constituent la variation morphométrique caractéristique d'un groupe d'organismes. Étant donné que la forme d'un organisme est le résultat de son développement ontogénétique qui est régi par des facteurs intrinsèques, la variation de forme rencontrée au sein d'un groupe d'organismes reflétera l'intégration de ces processus et la stabilité du phénotype (voire du génotype) de ce groupe. Chez *Scaumenacia*, j'analyserai de manière quantitative les variations correspondant à la croissance différentielle, à la concurrence spatiale et aux fluctuations de la symétrie bilatérale.

Croissance relative

L'une des sources de variations morphométriques correspond aux changements de proportions de la forme reliée à la taille, pour diverses structures d'un organisme au cours de sa croissance ; il s'agit de la croissance relative ou allométrie. Certains auteurs, tels Huxley (1932), Hersh

TABLEAU 3. — Fréquences observées des trois types de variation au niveau des lignes de fossettes. Le **type 1** correspond à la prolongation de la ligne de fossettes postérieure à partir de l'os B ; type **1a** : du côté gauche ; type **1b** : du côté droit ; type **1c** : symétrique. Le **type 2** dénote les parcours des lignes de fossettes fortement asymétriques. Le **type 3** correspond à diverses anomalies mineures dans le parcours des lignes de fossettes.

Type	Fréquence	Pourcentage
Normal	28	45,9
Type 1a	6	9,8
Type 1b	6	9,8
Type 1c	2	3,3
	14	22,9
Type 2	10	16,4
Type 3	9	14,8
Total	61	100 %

(1934), Phleger (1940), Gray (1946), Westoll (1950), Olson (1951) et Olson & Miller (1951) ont fortement contribué à introduire une approche quantitative dans les études de croissance en paléontologie des vertébrés. Peu d'auteurs ont étudié l'allométrie en paléoichthyologie. En ce qui concerne les poissons du Dévonien, Thomson & Hahn (1968) et Schultze (1984) ont analysé la croissance d'*Eusthenopteron foordi* (ostéolépiforme de la Formation d'Escuminac), Werdelin & Long (1986) celle de *Bothriolepis canadensis* (antiarche de la Formation d'Escuminac), et White (1973) celle de *Rhinopteraspis crouchi* (hétérostracé du Groupe de Ditton, Angleterre).

Croissance relative de l'os B. Certains indices morphométriques sont utilisés lors de descriptions de matériel paléontologique appartenant à divers groupes taxonomiques dont les Anaspida, Pteraspidida, Dipnoi, Ostéolépiformes et Amphibia. L'importance relative de l'os B par rapport à la longueur comprise entre la marge antérieure du museau et la marge postérieure de l'os B est souvent utilisée comme indice morphométrique ou taxonomique pour les espèces de Dipnoi. Certains paléontologues, après avoir insisté sur la forte variabilité intraspécifique des dipneustes, utilisent la valeur d'un quotient de mesures prises sur l'holotype pour caractériser une espèce. Cette méthode néglige inévitablement la variarion intraspécifique. Olson & Miller (1951) ont noté qu'il est préférable de décrire par une droite d'estimation une relation entre deux variables morphométriques dont l'une est un quotient, plutôt que d'utiliser seulement un quotient moyen, surtout lorsque les espèces étudiées appartiennent à des groupes d'organismes à croissance illimitée.

Afin de juger les difficultés d'application du rapport classique utilisé pour les dipneustes, j'analyserai les relations entre les variables X 1 (longueur médiane de l'os B), X 9 (longueur médiane de l'os C gauche) et X 19 (longueur médiane de l'os E gauche) mesurées sur un échantillon de trente spécimens de *Scaumenacia curta*. L'addition des variables X 9 et X 19 correspond à la longueur médiane du toit crânien antérieurement à l'os B. Le tableau 4 donne les statistiques relatives aux variables brutes et aux variables transformées en logarithmes ainsi que les valeurs de χ^2 obtenue pour les épreuves de normalité à l'aide de g_1 et g_2 conjointement. Pour les variables X 1, X 9, X 19 et (X 9 + X 19), les coefficients de corrélation sont tous positifs et diffèrent tous de façon significative de zéro ($P < 0,001$). Les valeurs des coefficients de variation sont très élevées, particulièrement celle relative à l'os B (C.V. = 49,04 %). Ces valeurs élevées des coefficients de variation reflètent principalement la variation de la taille plutôt que la variation de la forme. La transformation logarithmique a rendu les distributions normales (Tableau 4), sans pour autant changer l'importance relative de la variation puisque l'ordre de grandeur des écarts-types calculés à partir des variables logarithmiques est sensiblement égal à l'ordre de grandeur des coefficients de variation calculés pour les variables non-transformées. Les coefficients de corrélation pour les variables logarithmiques demeurent tous significativement différents de zéro ($P < 0,001$).

Selon Cousin (1974), les quotients ou indices morphométriques seraient l'un des meilleurs outils pour décrire les formes spécifiques et différencier divers groupes taxonomiques. Cependant, l'utilisation de quotients en biologie est fortement controversée pour des considéra-

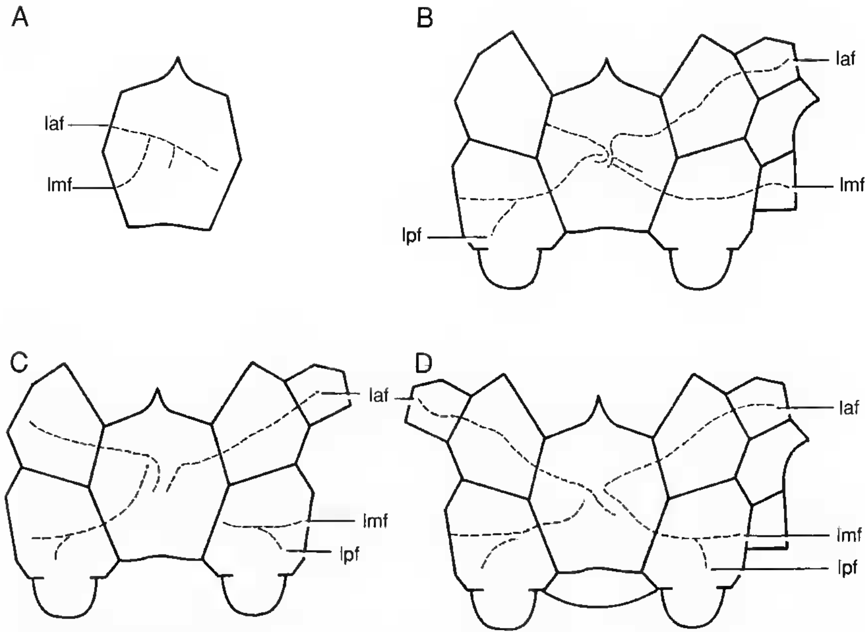


FIG. 11. — Exemples du second type de variation dans le parcours des lignes de fossettes représentés sur une reconstitution schématisée du crâne de *Scaumenacia curta* (Whiteaves). **A**, spécimen LTC 17. **B**, spécimen ULQ 15. **C**, spécimen RM 14772b. **D**, spécimen MHNM 04-171.

tions d'ordre statistique (Atchley *et al.* 1976 ; Hills 1978 ; Albrecht 1978 ; Dodson 1978). Ainsi, pour l'étude de la croissance relative de la longueur de l'os B (X 1), l'analyse sera effectuée non pas avec le quotient en question, mais par l'intermédiaire des variables Y 1 et Log (X 9 + X 19). Afin de conserver la signification morphologique des variables morphométriques, je préfère utiliser la variable Log (X 9 + X 19) plutôt que la variable (Y 9 + Y 19), qui elle correspond au logarithme du produit des variables X 9 et X 19.

Le diagramme de dispersion bilogarithmique (Fig. 12) représente la relation entre le logarithme de la longueur médiane du crâne antérieurement à l'os B et le logarithme de la longueur de l'os B, pour l'échantillon étudié (N = 30). L'examen de la figure 12 indique que l'ellipse d'égale probabilité est traversée obliquement par la droite d'isométrie
[Log (X 9 + X 19) = 0,29938 + Y 1], de façon telle qu'il semble y avoir une relation d'allométrie négative entre les deux variables représentées. Cette hypothèse a été confirmée par le rejet de l'hypothèse d'isométrie selon la méthode des trois pentes (P < 0,01). Ainsi, pour *Scaumenacia*, l'os B croît plus rapidement que les os C et E conjointement, ceci sur l'axe médian du crâne. Cette conclusion implique que la longueur relative de l'os B, souvent utilisée comme caractère taxonomique, est différente pour des individus de tailles différentes. Dans l'échantillon analysé ici, la valeur moyenne de l'indice est égale à 0,33578 et cette valeur est égale à 0,31875 pour le plus petit spécimen et à 0,61802 pour le plus grand spécimen. Pour ce qui est de l'ensemble de tout notre matériel, la plus forte valeur de l'indice (0,95343) a été observée sur le spécimen ULQ 907a (Fig. 13), qui est de type exceptionnel (« *outlier* ») du point de vue morphométrique, même s'il possède les caractéristiques morphologiques de l'espèce.

La croissance allométrique des os B et E a été mentionnée pour une autre espèce de Dipnoi (*Megapleuron zangerli*) par Schultze (1977). Cet auteur détermine ce type de relation en comparant les rapports de longueurs de ces os pour des spécimens de tailles différentes. Lehman (1959)

Tableau 4. — Statistiques pour les variables **X 1** (longueur médiane de l'os B), **X 9** (longueur médiane de l'os C gauche), **X 19** (longueur médiane de l'os E gauche) et (**X 9 + X 19**) non-transformées et transformées en logarithmiques, pour un échantillon de trente spécimens de *Scaumenacia curta* (Whiteaves). ** : P < 0.01

	Os B	Os C	Os E	
	X 1	X 9	X 19	X 9 + X 19
Moyennes	12,61467	9,70933	14,25033	23,95967
Écart-types	6,18656	3,37202	4,82413	7,92679
C.V. (%)	49,04	34,73	33,85	33,08
χ^2 pour g_1 et g_2 conjointement	1,88727**	49,97027**	12,87589**	28,27677**

	Matrice de corrélation			
	X 1	X 9	X 19	X 9 + X 19
X 1	–	0,76029	0,87831	0,85795
X 9	–	–	0,86651	–

	Os B	Os C	Os E	
	Y 1	Y 9	Y 19	Log (X9 + X19)
Moyennes	1,06042	0,96641	1,13267	1,35980
Écart-types	0,18294	0,13138	0,13422	0,12892
χ^2 pour g_1 et g_2 conjointement	2,60044	4,67403	2,42999	2,76001

	Matrice de corrélation			
	Y 1	Y 9	Y 19	Log (X 9 + X19)
Y 1	–	0,74535	0,89847	0,86710
Y 9	–	–	0,85970	–

mentionne que la longueur du museau de *Soederberghia groenlandica* croît plus rapidement que la longueur de la partie postorbitaire du toit crânien.

Croissance en largeur du pariétal et des os B et C. Il est avantageux d'analyser de façon intégrée la croissance des os du toit crânien de *S. curta*, puisque ces éléments osseux forment un tout et croissent en interrelation les uns avec les autres. Les relations entre les largeurs des os de la paire d'os C (X 14 et X 15), de l'os B (X 4) et des homologues bilatéraux des pariétaux (X 27 et X 28) et les tendances de variations de ces dimensions seront étudiées en soumettant la matrice de covariance des variables transformées en logarithmes (Tableau 5) à l'analyse des composantes principales. La nature et l'importance des tendances de variations seront interprétées à partir des valeurs des cosinus directeurs (Tableau 6) et des grandeurs des variances des composantes.

Les cosinus directeurs du premier axe principal

(l'axe majeur) sont tous positifs (Tableau 6) ; les valeurs des cosinus directeurs des variables Y 4, Y 14 et Y 15 sont pratiquement égales entre elles, mais diffèrent des valeurs pour les variables Y 27 et Y 28. D'après Jolicœur & Mosimann (1960) et Jolicœur (1963a, b), lorsque les cosinus directeurs de l'axe majeur sont tous positifs, cette condition reflète une augmentation (ou diminution) simultanée de tous les caractères. De plus, ces auteurs interprètent la première composante principale comme étant la composante de variation relative à la taille.

Le vecteur des cosinus directeurs de l'axe majeur a été comparé au vecteur hypothétique d'isométrie égal à [0,44721 ; 0,44721 ; 0,44721 ; 0,44721 ; 0,44721]. Dans le cas des dimensions de largeurs du pariétal et des os B et C pour un échantillon de trente spécimens de *S. curta*, l'hypothèse d'isométrie donne une valeur de χ^2 égale à 21,16526 avec (p – 1) = 4 degrés de liberté. L'hypothèse d'isométrie a été rejetée au seuil de signification $\alpha = 0{,}005$ ($\chi^2_{(0{,}995\,;\,4)} = 14{,}860$) ; donc pour le pariétal et les os B et C, il y a des changements significatifs de forme liés à la taille. Les valeurs des cosinus directeurs des variables Y 27 et Y 28 étant supérieurs à celles des cosinus directeurs des variables Y 4, Y 14 et Y 15, il semble y avoir une relation d'allométrie entre les pariétaux et les os B et C. Nous ne pouvons pas éprouver a priori une seconde hypothèse pour les cosinus directeurs de l'axe majeur. Toutefois, l'analyse bidimensionnelle des variables logarithmiques, par la méthode des trois pentes, permettra de préciser les relations allométriques bidimensionnelles. Pour les relations entre Y 4 et Y 27, Y 4 et Y 28, Y 14 et Y 27 ainsi que Y 15 et Y 28, les intervalles de confiance des pentes des trois droites d'estimations couvrent tous des valeurs supérieures à la valeur hypothétique 1 (l'hypothèse d'isométrie Ho) au seuil de signification $\alpha = 0{,}05$. L'hypothèse d'isométrie est donc rejetée pour chacune de ces relations. De plus, cette hypothèse a été rejetée au seuil de signification $\alpha = 0{,}01$ pour les relations entre les variables Y 14 et Y 27, et Y 15 et Y 28. L'analyse multidimensionnelle a permis de détecter globalement l'allométrie, tandis que l'analyse bidimensionnelle a permis de décrire des relations spécifiques.

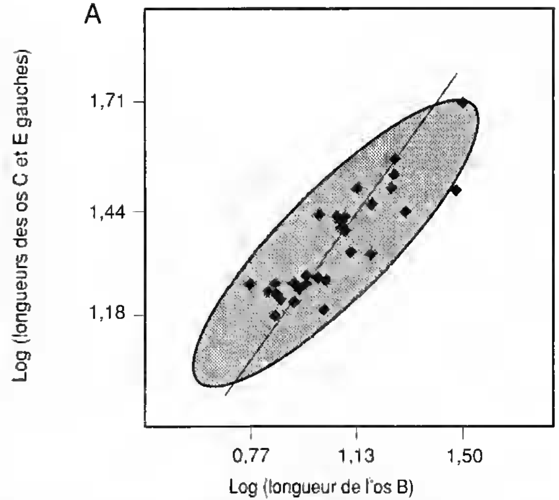


FIG. 12. — Diagramme de dispersion du logarithme de la longueur médiane du crâne antérieure à l'os B [Log (X 9 + X 19)] en fonction du logarithme de la longueur de l'os B (Y 1), pour un échantillon de trente spécimens de *Scaumenacia curta* (Whiteaves). La droite de régression correspond à la droite d'isométrie. Les axes sont gradués avec les valeurs minimale, moyenne et maximale.

D'après la généralisation de l'équation d'allométrie multidimensionnelle formulée par Jolicœur (1963a, b), dans le cas des variables étudiées, l'équation s'écrit :

$$\frac{X\,4^{1/0{,}39009}}{9{,}35978} = \frac{X\,14^{1/0{,}40302}}{6{,}55043} = \frac{X\,15^{1/0{,}40624}}{6{,}52343} = \frac{X\,27^{1/0{,}49919}}{5.89199} = \frac{X\,28^{1/0{,}52075}}{5{,}67732}$$

Afin de visualiser les effets d'une croissance différentielle multidimensionnelle, les spécimens correspondant aux deux valeurs extrêmes du diagramme de dispersion bilogarithmique de la relation entre les variables Y 14 et Y 27 (Fig. 14) sont représentés. Le plus petit spécimen de l'échantillon (MHNM 04-11) est représenté à la figure 14A, tandis que le plus grand spécimen (ULQ 256) est représenté à la figure 14B. Les spécimens ont été dessinés de façon à obtenir la même longueur médiane de l'os B, les échelles permettant d'évaluer la grandeur réelle des spécimens.

Ainsi, 95,95 % de la variation totale provient de la variation de taille pour cet échantillon, la variation de forme ne comptant que très peu

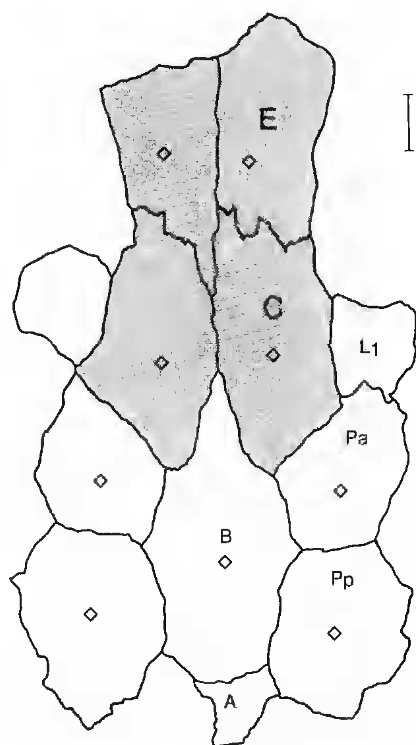


FIG. 13. — *Scaumenacia curta* (Whiteaves) ; toit crânien en vue interne du spécimen ULQ 907a, un individu exceptionnel (« *outlier* ») avec la localisation des centres de croissance des os (losanges) À remarquer le phénomène de fluctuation de la symétrie bilatérale entre les os E et C. Échelle : 5 mm.

pour cet ensemble de variables. Les cosinus directeurs du deuxième axe sont positifs pour les os B et C et négatifs pour les pariétaux. Cette composante met en relief la variation résultant de la différence entre les deux os de la série médiane centrale et l'os de la série médiane latérale. Les valeurs des cosinus des dimensions d'homologues bilatéraux diffèrent légèrement. Cette composante semble refléter une faible asymétrie entre le côté droit et le côté gauche, provoquée par la concurrence spatiale entre les os C et entre l'os B et les pariétaux ; toutefois, ceci ne représente que 2,05 % de la variation totale. Pour les trois dernières composantes, les cosinus des homologues bilatéraux sont affectés de signes différents. À part cette observation, nous ne pouvons pas tirer d'autres informations des composantes des derniers axes principaux.

Symétrie bilatérale

Bien que la morphologie du squelette des vertébrés soit généralement symétrique de part et d'autre d'un plan sagittal, chaque individu présente habituellement des variations, d'ordre aléatoire ou non. La variation causée par la fluctuation de la symétrie bilatérale a été étudiée chez les vertébrés inférieurs actuels (par ex. Hubbs & Hubbs 1945) et les vertébrés supérieurs fossiles et actuels (Van Valen 1962 ; Jolicœur 1963b). La symétrie bilatérale n'a pas encore été considérée chez les vertébrés inférieurs fossiles.

Les mesures de longueurs droites et gauches des os de la série médiane centrale (B, C et E) ont pu être prises sur un échantillon de vingt-six spécimens de *S. curta*. Les statistiques pour les dimensions de l'os B (Y 6 et Y 7), des os C (Y 9 et Y 10) et des os E (Y 19 et 20) sont données au tableau 7.

D'après l'observation du vecteur moyen, l'os B et les os E sont relativement symétriques de part et d'autre du plan médian du crâne, tandis que l'os C gauche semble plus court en moyenne que l'os C droit. Tous les coefficients de corrélation sont significativement différents de zéro. Pour les os B et E, les coefficients de corrélation des homologues bilatéraux sont relativement égaux, contrairement à ceux calculés pour l'os C. La longueur de l'os C droit est la moins fortement corrélée avec toutes les autres dimensions. Les deux longueurs de l'os B sont plus fortement corrélées avec celles des os E qu'avec celles des os C. Les diagrammes de dispersion bilogarithmiques de la figure 15A-C représentent le côté droit en fonction du côté gauche, pour les trois os différents étudiés. Sur chacun des diagrammes, l'échantillon (N = 26) a été circonscrit par une ellipse d'équiprobabilité (95 %), et une droite de symétrie correspondant à l'équation Yi = Yj a été tracée. Pour chacun des diagrammes, on dénombre approximativement le même nombre de points de part et d'autre de la droite de symétrie. L'axe majeur de l'ellipse, pour la relation entre les longueurs droite et gauche (X 6 et X 7) de l'os B, semble faire un angle avec la droite de symétrie. Cette relation à tendance allométrique semble être un phénomène dû au hasard, puisqu'elle n'est pas significative pour un effectif plus grand (quarante-neuf spécimens présentant les

TABLEAU 5. — Vecteur moyen et matrice de covariance pour les logarithmes des largeurs des os B (**Y 4**), C (**Y 14** et **Y 15**) et pariétaux (**Y 27** et **Y 28**), pour un échantillon de trente spécimens de *Scaumenacia curta* (Whiteaves).

Vecteurs des moyennes				
Os B	**Os C**		**Pariétaux**	
Y 4	**Y 14**	**Y 15**	**Y 27**	**Y 28**
0,971266	0,816270	0,814476	0,770262	0,754143

Matrice de covariance	**Y 4**	**Y 14**	**Y 15**	**Y 27**	**Y 28**
Y 4	0,028474	0,028213	0,028733	0,033859	0,035572
Y 14	–	0,030380	0,029405	0,035177	0,036730
Y 15	–	–	0,030911	0,035646	0,036575
Y 27	–	–	–	0,045958	0,046525
Y 28	–	–	–	–	0,050153

mesures X 6 et X 7). En moyenne, les données respectent la condition de symétrie bilatérale, mais avec une variation inégale selon les paires de mesures bilatérales.

Le vecteur moyen et les matrices de covariance et de corrélation des différences d'homologues bilatéraux (Y côté droit - Y côté gauche) pour le même échantillon (N = 26) sont donnés au tableau 8. Les hypothèses de nullité des moyennes des différences bilatérales ont été éprouvées à l'aide du *t* de Student ; les trois moyennes ne diffèrent pas significativement de zéro (P > 0,05) et la valeur relative aux os C est légèrement supérieure à celles calculées pour les deux autres différences. Il y a une faible corrélation positive non significative entre la différence bilatérale pour l'os B (Y 7 - Y 6) et celle pour les os C (Y 10 - Y 9), la valeur se trouvant à la limite de la région d'acceptation au seuil de signification $\alpha = 0,05$. Toutefois, il y a une forte corrélation négative significative entre la différence bilatérale des os E et la différence bilatérale des os C (r = – 0,77490 ; P < 0,001). Les diagrammes de dispersion (Fig. 16A-C) représentent les différences d'homologues bilatéraux prises deux à deux ; les axes de différences nulles sont représentés afin de localiser rapidement le type de relation entre les variables. L'échantillon (N = 26) a

TABLEAU 6. — Matrice des cosinus directeurs de la matrice de covariance des logarithmes des largeurs des os B (**Y 4**) et C (**Y 14** et **Y 15**), et des pariétaux (**Y 27** et **Y 28**) pour un échantillon de trente spécimens de *Scaumenacia curta* (Whiteaves).

	Os B	**Os C**		**Pariétaux**	
Axes	**Y 4**	**Y 14**	**Y 15**	**Y 27**	**Y 28**
1er	0,39009	0,40302	0,40624	0,49919	0,52075
2e	0,40694	0,35252	0,47942	- 0,40963	- 0,55900
3e	- 0,27677	- 0,24040	0,36333	0,67056	- 0,53286
4e	- 0,49748	0,80757	- 0,25830	0,10429	- 0,15082
5e	0,59845	0,05772	- 0,63749	0,34997	- 0,33114

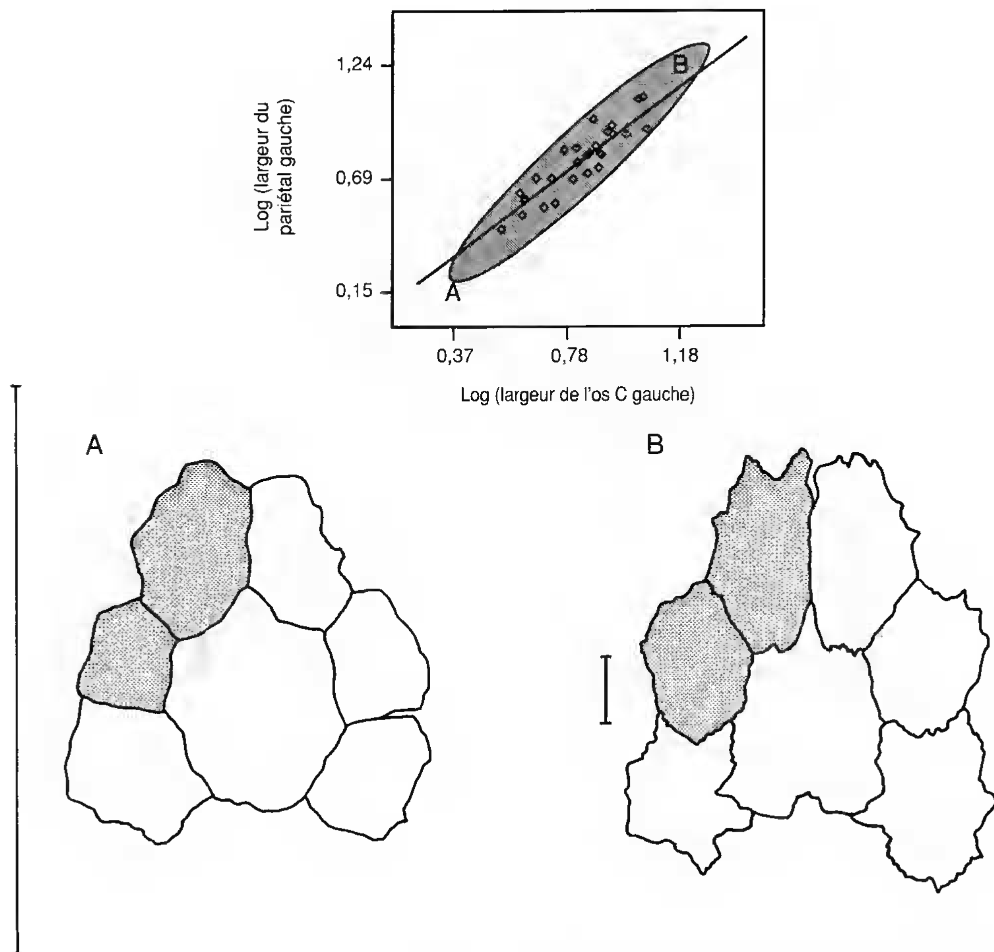


FIG. 14. — Diagramme de dispersion du logarithme de la largeur du pariétal gauche (Y 27) en fonction de la largeur de l'os C gauche (Y 14), pour un échantillon de trente spécimens de *Scaumenacia curta* (Whiteaves). **A**, dessin d'une partie du toit crânien en vue interne du spécimen MHNM 04-11, lettre figurative A sur le diagramme. **B**, dessin d'une partie du toit crânien du spécimen ULQ 256, lettre figurative B sur le diagramme. Les axes sont gradués avec les valeurs minimale, moyenne et maximale. Échelles : 1 cm.

été circonscrit par une ellipse d'équiprobabilité (95 %). La corrélation négative entre la différence bilatérale des os E (Y 20 - Y 19) et la différence bilatérale des os C (Y 10 - Y 9) indique que lorsque l'os C droit est plus long que l'os C gauche, l'os E droit tend à être plus court que l'os E gauche et inversement (Fig. 16A). Ceci suggère qu'il y a un phénomène de concurrence entre les os C et E d'un même côté, sinon un phénomène de compensation. Ce phénomène n'est pas exprimé entre les os E et B (Fig. 16B), ni entre les os C et B (Fig. 16C).

La matrice de covariance des variables transformées en logarithmes (Tableau 7) a été soumise à l'analyse des composantes principales. Les cosinus directeurs des axes principaux et les grandeurs des variances sont donnés aux tableaux 9 et 10.

Les cosinus directeurs de l'axe majeur étant tous positifs, ils correspondent à une augmentation (ou une diminution) simultanée de toutes les longueurs des os de la série médiane centrale. L'hypothèse d'isométrie de la première composante principale a été acceptée (χ^2 = 4,65707 ; υ = 5 ; $P > 0,05$). La variation de taille de cet échantillon (N = 26) compte pour 86,02 % de la variation totale.

TABLEAU 7. — Statistiques pour l'os B (**Y 6** et **Y 7**), la paire d'os C (**Y 9** et **Y 10**) et la paire d'os E (**Y 19** et **Y 20**) pour un échantillon de vingt-six spécimens de *Scaumenacia curta* (Whiteaves).

Vecteurs des moyennes					
Os B		Os C		Os E	
Y 6	**Y 7**	**Y 9**	**Y 10**	**Y 19**	**Y 20**
0,98513	0,98569	0,98051	0,96522	1,15065	1,15493

Matrice de covariance	**Y 6**	**Y 7**	**Y 9**	**Y 10**	**Y 19**	**Y 20**
Y 6	0,024936	0,022627	0,018207	0,014716	0,019052	0,020781
Y 7	–	0,21281	0,016911	0,014344	0,017937	0,019392
Y 9	–	–	0,018453	0,015201	0,015598	0,017502
Y 10	–	–	–	0,020510	0,014282	0,012589
Y 19	–	–	–	–	0,018129	0,018731
Y 20	–	–	–	–	–	0,021850

Matrice de corrélation	**Y 6**	**Y 7**	**Y 9**	**Y 10**	**Y 19**	**Y 20**
Y 6	–	0,98227	0,84877	0,65072	0,89608	0,89027
Y 7	–	–	0,85336	0,68656	0,91322	0,89931
Y 9	–	–	–	0,78137	0,85279	0,87161
Y 10	–	–	–	–	0,74066	0,59465
Y 19	–	–	–	–	–	0,94111

La deuxième composante principale, comptant pour 8,24 % de la variation totale, exprime la tendance de variation de forme qui met en relief que les longueurs des os C seraient corrélées négativement aux longueurs des os E et B. Pour les axes 2, 3 et 4 les valeurs des cosinus directeurs sont relativement égales pour les dimensions de l'os B, mais varient fortement pour les dimensions bilatérales des os C et un peu moins pour les os E. Ces trois composantes représentent principalement la variation de forme (13,38 % de la variation totale) causée par la variabilité des os C et un peu des os E. Les deux dernières composantes correspondent à la variation causée par la fluctuation de la symétrie bilatérale.

Le spécimen ULQ 907a illustré à la figure 13 et représenté par le point figuratif foncé des figures 15 et 16 contribue fortement à la variation de la forme. Les sutures entre les os E et C sont déformées et déplacées, principalement la suture du côté droit qui se retrouve dans une position antérieure à sa position normale. Le centre de croissance de l'os E droit est légèrement déplacé médio-postérieurement, mais il ne semble pas être à l'origine de cette déformation. Il s'agit d'un exemple de concurrence spatiale entre les os E et C, déterminé de façon qualitative et quantitative.

DISCUSSION

COMPARAISONS AVEC D'AUTRES ESPÈCES

Plusieurs caractères morphologiques paraissent plus stables chez *Scaumenacia curta* que chez

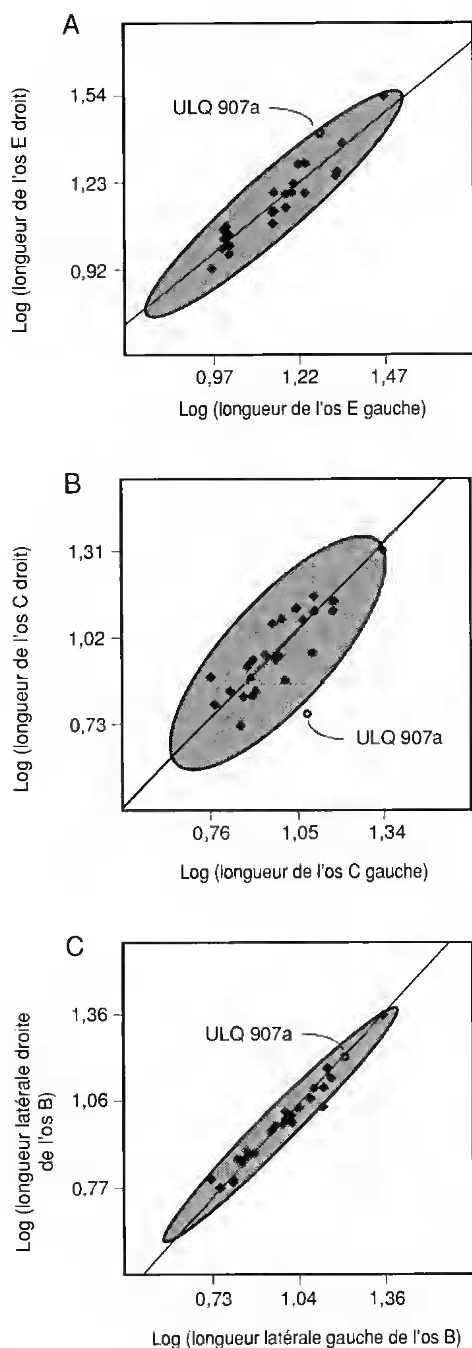


FIG. 15. — Diagrammes de dispersion du côté droit en fonction du côté gauche pour les os E (**A**), C (**B**) et B (**C**), pour un échantillon de vingt-six spécimens de *Scaumenacia curta* (Whiteaves) ; le cercle figuratif correspond au spécimen ULQ 907a (Fig. 13). Les droites de régression correspondent aux droites d'isométrie. Les axes sont gradués avec les valeurs minimale, moyenne et maximale.

d'autres espèces plus primitives de dipneustes appartenant principalement aux Dipnorhynchidae, Dipteridae, Chirodipteridae et Rhynchodipteridae. D'autre part, la variabilité de certaines structures crâniennes semble s'expliquer si on compare ces structures avec celles d'autres espèces plus primitives et plus dérivées. *Scaumenacia curta* sera principalement comparée avec d'autres espèces de dipneustes dévoniennes et carbonifères.

Comparaisons du patron de stabilité

La partie osseuse de la région rostrale de *S. curta* étant formée principalement d'une paire d'os E, elle semble relativement plus stable que chez d'autres espèces où cette région est composée de plusieurs éléments osseux. La variabilité dans le nombre et la forme des éléments rostraux s'observe non seulement chez les dipneustes [par ex. *Dipnorhynchus sussmilchi*, *D. kurikae*, *D. kiandrensis*, *Speonesydrion iani*, *S. lehmanni*, *Uranolophus wyomingensis*, *Stomiahykus thlaodus*, *Soederberghia groenlandica*, *S.* sp. (Campbell & Bell 1982), *Dipterus valenciennesi* et *Sagenodus*], mais aussi chez les Actinistia (par ex. *Miguashaia*), Osteolepiformes (par ex. *Eusthenodon*, *Eusthenopteron*, *Osteolepis*), Elpistostegalia (*Panderichthys*) et Porolepiformes (par ex. *Porolepis*, *Glyptolepis*, *Holoptychius*). La mosaïque osseuse formant le museau est un caractère plésiomorphe pour les Sarcopterygii (Schultze 1987). Il est à noter que la mosaïque rostrale observée chez les Acipenseridae (Actinopterygii) est un caractère apomorphe, puisque chez les formes primitives d'Actinopterygii (par ex. *Cheirolepis*, *Mimia*, *Moythomasia*), le museau est formé principalement d'une paire de prémaxillaires, d'un rostral médian et d'une paire de « nasaux » [terme utilisé par la majorité des auteurs ; voir Gardiner (1984)].

Chez *Dipterus valenciennesi*, le museau semble de prime abord plus stable que chez *S. curta* ; cependant, les os de la région rostrale perdent leur individualité superficielle puisqu'ils sont recouverts d'une couche de cosmine. D'après Lehman (1966), le museau de *Dipterus* serait formé d'un revêtement continu résultant de la fusion des couches histologiques superficielles. Chez certains spécimens de *D. valenciennesi* ayant perdu

TABLEAU 8. — Statistiques des différences bilatérales pour l'os B (**Y 7** - **Y 6**) et les paires d'os C (**Y 10** - **Y 9**) et E (**Y 20** - **Y 19**) pour un échantillon de vingt-six spécimens de *Scaumenacia curta* (Whiteaves).

Vecteurs des moyennes		
Os B	**Os C**	**Os E**
Y 7 - Y 6	**Y 10 - Y 9**	**Y 20 - Y 19**
- 0,00056054	0,01528926	- 0,00428112

	Matrice de covariance		
	Y 7 - Y 6	**Y 10 - Y 9**	**Y 20 - Y 19**
Y 7 - Y 6	0,000961482	0,000923321	- 0,000273400
Y10 - Y 9	–	0,008561168	- 0,003597650
Y 20 - Y 19	–	–	0,002517744

	Matrice de corrélation		
	Y 7 - Y 6	**Y 10 - Y 9**	**Y 20 - Y 19**
Y 7 - Y 6	–	0,321821827	- 0,175720623
Y 10 - Y 9	–	–	- 0,774901768

la couche superficielle d'émail lors de la fossilisation, une multitude d'éléments osseux variables forment la région entre les os E et le museau osseux. Chez *Phaneropleuron*, la partie antérieure osseuse du crâne est formée d'une paire d'os E, et il semble que la fusion de ces éléments soit fréquente (Romer 1936 ; Westoll 1949) ; phénomène également observé chez *Scaumenacia* et *Fleurantia* (Cloutier 1996). La présence d'un seul os E (*Asiatoceratodus*, *Beltanodus*, *Ceratodus formosus*, *Gnathorhiza*, *Megapleuron*, *Microceratodus*, *Paraceratodus*, *Ptychoceratodus*) est un caractère apomorphe ; toutefois, la présence d'un caractère polymorphique (un ou deux os E), tel ce qui est retrouvé chez *Scaumenacia*, *Fleurantia*, *Howidipterus* et *Phaneropleuron andersoni*, peut indiquer un état transitoire entre la condition plésiomorphe (deux os E) et la condition apomorphe (un os E).

TABLEAU 9. — Matrice des cosinus directeurs de la matrice de covariance des logarithmes des longueurs des os B (**Y 6** et **Y 7**), C (**Y 9** et **Y 10**) et E (**Y 19** et **Y 20**) pour un échantillon de vingt-six spécimens de *Scaumenacia curta* (Whiteaves).

	Os B		**Os C**		**Os E**	
Axes	**Y 6**	**Y 7**	**Y 9**	**Y 10**	**Y 19**	**Y 20**
1er	0,46111	0,43045	0,38627	0,34208	0,39496	0,42413
2e	0,27329	- 0,19181	0,17403	0,86609	- 0,04202	-0,32612
3e	- 0,52621	- 0,44082	0,39904	- 0,12487	- 0,60547	0,55339
4e	- 0,16892	- 0,01560	0,73854	- 0,18186	0,10429	- 0,16158
5e	0,34477	- 0,46797	0,24173	- 0,19997	0,56959	- 0,48917
6e	- 0,53701	0,60363	0,23959	- 0,21027	0,32173	- 0,37699

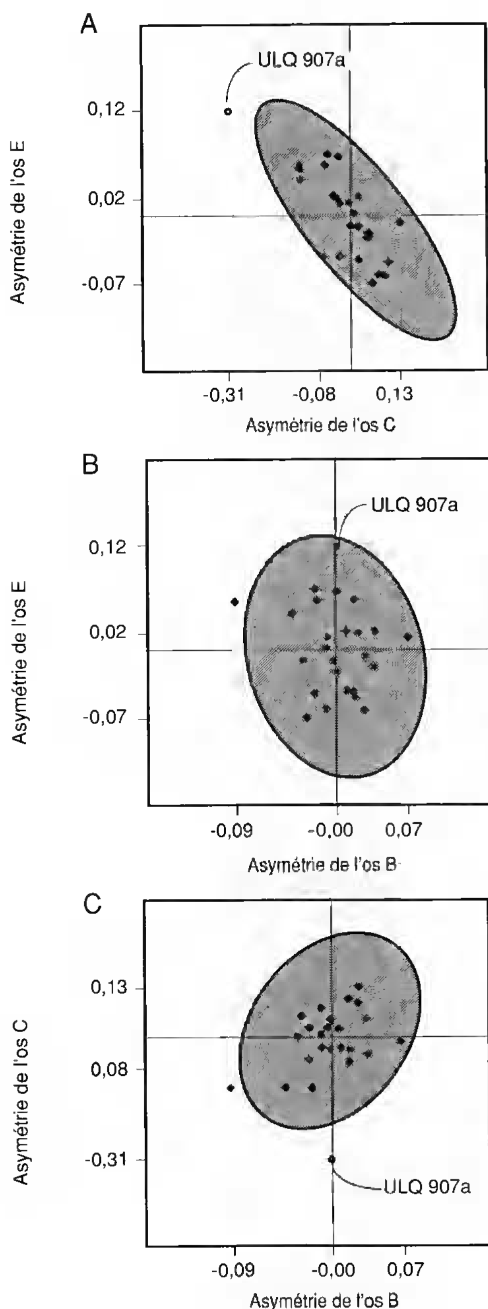


FIG. 16. — Diagrammes de dispersion des différences de mesures d'homologues bilatéraux prises deux à deux, pour un échantillon de vingt-six spécimens de *Scaumenacia curta* (Whiteaves) ; le cercle figuratif correspond au spécimen ULQ 907a (Fig. 13). **A**, relation entre les os E (Y 20 - Y 19) et C (Y 10 - Y 9). **B**, relation entre les os E (Y 20 - Y 19) et B (Y 7 - Y 6). **C**, relation entre les os C (Y 10 - Y 9) et B (Y 7 - Y 6). La croisée des axes représente les axes de symétrie bilatérale. Les axes sont gradués avec les valeurs minimale, moyenne et maximale.

TABLEAU 10. — Grandeurs des variances et nature de la variation pour les axes principaux. La matrice des cosinus directeurs est donnée au tableau 9.

Axes	Variance	%	Nature de la variation
1er	0,107660	86,02	Taille
2e	0,010312	8,24	Forme
3e	0,003815	3,05	Forme
4e	0,002615	2,09	Forme
5e	0,000443	0,35	Fluctuations de la symétrie
6e	0,000315	0,25	Fluctuations de la symétrie

La présence de l'os B est une synapomorphie des dipneustes (incluant *Diabolepis speratus*). D'après Martin (1981), un os B plus long que large et assez peu développé est un caractère plésiomorphe. Chez *S. curta*, l'os B est plus long que large et bien développé. La forme de l'os B de *S. curta* est comparable à celle de l'os B présent chez quelques spécimens de *Dipterus* et à celui de *Pentlandia* et de *Phaneropleuron*. Au cours de l'évolution des dipneustes, l'os B occupe une superficie de plus en plus grande, la longueur étant la dimension qui augmente le plus. Il est possible que le développement ontogénétique de l'os B (allométrie positive) de *S. curta* soit un exemple d'hétérochronie (récapitulation). Cet exemple possible de récapitulation diffère de l'hypothèse de paedomorphie du crâne des dipneustes proposée par Bemis (1980, 1984).

Le canal de la commissure supratemporale traverse l'os A chez tous les genres dévoniens où la condition peut être observée (par ex. *Chirodipterus*, *Dipterus*, *Fleurantia*, *Griphognathus*, *Holodipterus*, *Iowadipterus*, *Rhinodipterus*, *Scaumenacia* et probablement chez *Phaneropleuron*) et un genre carbonifère-permien (*Conchopoma*). Mais on remarque que ce canal se trouve dans l'os B (condition apomorphe) chez *Megapleuron*, *Tranodis*, *Sagenodus* et *Straitonia* et les espèces post-carbonifères. Thomson & Campbell (1971) interprètent ce changement comme étant un processus dynamique et graduel : le canal de la commissure supratemporale tendant à « migrer » antérieurement et à être « capturé » par l'os B. Bien que chez quelques spécimens de *Scaumenacia*, le

canal de la commissure passe dans les coins latéro-postérieurs de l'os B puis se prolonge dans l'os A, il est inopportun de considérer cette variation comme une indication d'un changement évolutif graduel. Cependant, la présence de la commissure supratemporale dans les postpariétaux et l'os B (condition apomorphe) semble être corrélée avec l'absence d'éléments de la série extrascapulaire, tel A et H (condition apomorphe). Un changement similaire caractérise les Tetrapoda en comparaison avec les autres Osteichthyes : (1) la commissure supratemporale (lorsque présente) se retrouve associée aux postpariétaux (condition apomorphe) au lieu des extrascapulaires médians et latéraux (condition plésiomorphe) et (2) les extrascapulaires sont absents (condition apomorphe). Donc, ces deux caractères apomorphes sont considérés comme deux synapomorphies pour les Tetrapoda.

Lehman (1959) compare le pariétal (os J) de *Nielsenia nordica* (« fronto-pariéto-latéral ») à ceux retrouvés chez certains spécimens de *Scaumenacia* et chez *Conchopoma*. Il est à noter que chez *Nielsenia* le pariétal se prolonge latéralement à la série médiane centrale et partage une suture avec l'os E ; une condition apomorphe qui n'est pas comparable à celle retrouvée chez *Scaumenacia*, mais retrouvée chez *Conchopoma*.

Chez *Dipnorhynchus* (Thomson & Campbell 1971), *Speonesydrion* (Campbell & Barwick 1984), *Uranolophus*, *Stomiahykus*, *Dipterus* et peut-être *Pentlandia* (Westoll 1949), le canal supraorbitaire ou un rameau de ce canal passe dans le pariétal près du centre de croissance de cet os, tandis que chez *Scaumenacia*, il traverse uniquement les os de la série latérale (condition apomorphe). La présence du canal supraorbitaire ou d'un rameau de ce canal dans le pariétal, est un caractère plésiomorphe chez les dipneustes. Outre *Scaumenacia*, la condition apomorphe se trouve aussi chez *Fleurantia*, *Griphognathus* et plusieurs autres espèces post-dévoniennes où le matériel en permet l'observation.

En association avec ce caractère plésiomorphe (présence du canal supraorbitaire dans le pariétal), la ligne antérieure de fossettes se termine généralement sur le pariétal (condition plésiomorphe), par opposition à l'os X (condition apomorphe). D'après Wesroll (1949), à la suite de la perte du rameau du canal supraorbitaire ou de la migration latérale de ce canal, l'os X de *Scaumenacia* aurait « détourné » la terminaison de la ligne antérieure de fossettes. Graham-Smith (1978) note que chez les genres où le pariétal supporte le canal supraorbitaire, cet os est relativement plus large que celui de *Scaumenacia*. Par contre, chez *Dipterus*, la ligne supraorbitaire passant dans le pariétal jouait un rôle inducteur dans l'ossification de cet os. Ainsi, la croissance du pariétal est alors moins importante (ce qui est révélé par la relation d'allométrie dans les largeurs du pariétal et des os C et B) et la croissance des os de la série médiane compense le changement de forme du pariétal.

Chez les groupes extérieurs aux dipneustes (voire *Youngolepis*, Porolepiformes et Osteolepiformes) ainsi que chez les formes primitives de dipneustes, la ligne moyenne de fossettes ne passe que sur les postpariétaux et le tabulaire (ou os Y_2). À titre d'exemple, tous les spécimens de *Dipterus valenciennesi* (White 1965 ; obs. pers.), *Chirodipterus australis* (Miles 1977 ; obs. pers.), *Griphognathus* spp. (Schultze 1969 ; Miles 1977 ; obs. pers.) et *Rhinodipterus secans* (Gross 1956) présentent la condition plésiomorphe. Toutefois, la ligne moyenne de fossettes ne se trouve sur l'os B que chez *Scaumenacia*, *Fleurantia* (Cloutier 1996), *Barwickia* (Long 1992), *Andreyevichthys* (obs. pers. ; contrairement aux observations de Krupina 1987) et *Phaneropleuron andersoni* (Westoll 1949 ; obs. pers.). À ces espèces viennent s'ajouter deux spécimens : un os B que Gross (1934, fig. 1E) a tenté de référer à *Dipterus ? crassus* et un toit crânien du Frasnien d'Écosse (« *Edenhillie Beds* », Whitemire, Morayshire ; RMS.G. 1973.9.3). Ce toit crânien provient de la même localité que *Conchodus ostreaeformis* M'Coy, 1848 (Henrichsen 1972) qui n'est connu que par une plaque dentaire isolée. Chez *Howidipterus*, quelques spécimens (Long 1992, figs 1A, 2D-F) possèdent une ligne moyenne sur l'os B, alors que la majorité ne l'a pas. Parmi les espèces post-dévoniennes, la disposition des lignes de fossettes est très mal connue puisqu'il semble que ces lignes soient subdermiques. Toutefois, Watson & Gill (1923, fig. 2c) illustrent un spécimen de *Sagenodus* montrant la ligne moyenne de fossettes sur l'os B. Chez les

formes actuelles, *Protopterus* et *Neoceratodus,* la ligne moyenne se développe en partie mais ne migre pas au cours de l'ontogénie vers une position médiane qui pourrait se superposer au territoire de l'os B (Pehrson 1949 ; Miles 1977 ; Jarvik 1980). La présence de la ligne moyenne de fossettes sur l'os B constitue vraisemblablement une synapomorphie soit pour le clade [Phaneropleuridae + Fleurantiidae] (bien que la disposition ne soit pas connue chez *Pentlandia* et *Jarvikia*) soit pour un clade regroupant les Phaneropleuridae, Fleurantiidae, Uronemoidei, Ctenodontoidei et Ceratodontoidei.

Le processus postérieur du postpariétal est présent entre autres chez *Rhinodipterus secans* (White 1962), *Griphognathus, Fleurantia, Sagenodus, Ctenodus, Delatitia* (Long & Campbell 1985) *Andreyevichthys* et *Scaumenacia*. Chez les formes primitives telle *Dipnorhynchus,* l'os H recouvre la position topographique où se trouve le processus du postpariétal. Chez *Griphognathus,* le processus postérieur du postpariétal est recouvert par l'os H (« G » de Schultze 1969) ; cependant, le processus postérieur n'est pas aussi développé que chez les espèces où l'os H est absent. Chez *S. curta,* l'os H est absent et le processus postérieur du postpariétal est bien développé.

La ligne profonde, caractère plésiomorphe chez les dipneustes, est connue uniquement chez *Dipnorhynchus sussmilchi, D. kiandrensis, Uranolophus, Stomiahykus, Griphognathus whitei, G. minutidens, Chirodipterus australis, Holodipterus gogoensis, Dipterus valenciennesi* et *Scaumenacia curta.*

Selon Schultze (1977), la relation spatiale entre le pariétal (J) et les os X (« KX »), L, M et C de *Megapleuron,* est comparable à l'arrangement des os du toit crânien de *Phaneropleuron* et de *Scaumenacia.* La majorité des auteurs semblent d'accord avec Watson & Gill (1923) pour conférer à *Scaumenacia* une ressemblance avec *Pentlandia* et ils sont également d'accord avec Westoll (1949) pour conférer à *Scaumenacia* une ressemblance avec *Phaneropleuron.* Westoll (1949) mentionne que les os Z, Y_2, Y_1 (« H, Y_1, Y_2 »), le postpariétal (I), le pariétal (« J1 ») et l'os B sont presque identiques chez *Scaumenacia* et *Phaneropleuron.*

Comparaisons du patron de variabilité

Il n'y a que très peu d'espèces qui ont fourni suffisamment de spécimens pour permettre de comparer les patrons de variabilité avec ceux observés et décrits chez *Scaumenacia.* Toutefois, cinq espèces dévoniennes permettent une comparaison de la variabilité du toit crânien et de la trajectoire de ses canaux sensoriels : il s'agit des *Chirodipterus australis* (Miles 1977), *Dipterus valenciennesi* (Westoll 1949 ; White 1965 ; obs. pers.), *Barwickia downunda* (Long 1992), *Fleurantia denticulata* (Cloutier 1996) et *Howidipterus donnae* (Long 1992).

Os surnuméraires. On n'observe que très rarement des os anamestiques et aucun des os intrasuturaux chez *S. curta,* contrairement à *Uranolophus, Dipnorhynchus, Speonesydrion, Chirodipterus* (Miles 1977) et *Dipterus* (White 1965). Miles (1977, figs 116, 118c, 119b) a identifié la présence d'os anamestiques chez *Chirodipterus australis* associés avec les os B, C, X et Y_1. Bien que le toit crânien de *Howidipterus* et de *Barwickia* présente une grande variabilité, aucun des spécimens illustrés par Long (1992) ne montre d'exemple d'os surnuméraires.

Jarvik (1950) suggère que les os intrasuturaux retrouvés abondamment chez *Dipterus* et chez les ostéolépiformes participaient à la croissance périphérique des os dermiques du toit crânien ; il en serait de même chez les Acipenseridae (Beltan 1962). Chez certaines espèces de dipneustes (Thomson 1975), dont le *S. curta,* la croissance des os dermiques se faisait simultanément par un accroissement superficiel (« *appositional* » ou « *superpositional growth* ») et un accroissement périphérique (« *areal growth* »), sans l'intermédiaire d'os intrasuturaux.

L'os D se trouve chez plusieurs dipneustes dévoniens, sauf quelques taxons tels *Scaumenacia, Oervigia, Phaneropleuron, Pentlandia* et *Rhinodipterus ulrichi.* Chez *Speonesydrion, Dipnorhynchus* (à l'exception de *D. kurikae*) et *Dipterus,* la région de l'os D est généralement composée de plusieurs éléments osseux très variables quant au nombre et à la forme. Chez *Dipnorhynchus sussmilchi* (Thomson & Campbell 1971), *Speonesydrion iani* (Campbell & Barwick 1984) et *S. lehmanni* (Lehmann & Westoll 1952), l'orifice pinéal se trouve à la jonction des

os D. Bien que l'os D soit absent chez *Scaumenacia*, et ceci à l'exception d'un seul spécimen (RMS.G 1887.20.10), la région des sutures entre la paire d'os E et la paire d'os C est relativement variable (concurrence spatiale correspondant à une fluctuation de la symétrie bilatérale). Cependant, il est à noter que je n'induis pas une relation de causalité entre l'absence (perte ou fusion) de l'os D (condition apomorphe) et la variation intraspécifique observée.

Certaines espèces apparentées phylogénétiquement montreront des variations analogues (voire homologues). Il est intéressant de noter que le nombre d'os D varie entre 0 et 3, selon les individus, chez *Fleurantia* (Cloutier 1996) et *Barwickia* (Long 1992) ; il est possible qu'une condition similaire existait aussi chez *Andreyevichthys* (obs. pers.).

Concurrences spatiales et fusions. Des exemples de fusions au niveau du toit crânien ont été signalés chez *Barwickia downunda* (Long 1992), *Chirodipterus australis* (Miles 1977), *Dipterus valenciennesi* (Westoll 1949 ; White 1965 ; obs. pers.), *Fleurantia denticulata* (Cloutier 1996), *Howidipterus donnae* (Long 1992), *Phaneropleuron andersoni* (obs. pers.), *Sagenodus* sp. (Westoll 1949) et *Scaumenacia curta*.

Chez *Griphognathus whitei*, un seul exemple de concurrence spatiale a été mentionné par Miles (1977). Contrairement au patron stable où il n'y a pas de contact entre le pariétal et l'os Y_2, un seul spécimen (BMNH P.56049) montre le contact entre ces deux os.

Westoll (1949) mentionne que les os X et Y_1 (« Y_2 » de cet auteur) sont presque toujours fusionnés chez *Sagenodus* et retrouve cette fusion fréquemment chez *Scaumenacia*. Cette similitude n'est pas considérée comme étant une synapomorphie unissant entre autres *Scaumenacia* et *Sagenodus*, puisque ce caractère est très variable ; cependant, il peut s'agir d'une tendance morphologique commune. Chez certains genres tels *Uronemus*, *Ctenodus*, *Conchopoma*, un seul os (peut-être « Y_1 + X ») occupe la topographie des os Y_1 et X. La condition plésiomorphe est la présence de deux os, X et Y_1, alors que la condition apomorphe correspond à la fusion de ces deux os ou à la présence d'un seul élément recouvrant la position topographique des deux os. La variation ontogénétique observée chez *Scaumenacia* et *Sagenodus*, représente peut-être une condition transitoire et supporte l'hypothèse de fusion ontogénétique à la base de la fusion phylogénétique, sans toutefois en être la preuve.

La présence des os L_1 et L_2 correspond à la condition plésiomorphe, alors que la présence d'un seul élément à la position des os L_1 et L_2 (l'os « L_1 + L_2 ») est considérée comme étant une synapomorphie des Fleurantiidae (Cloutier 1996). La fusion des os L_1 et L_2 retrouvée chez *Scaumenacia* est fréquente chez *Howidipterus* (Long 1992), *Dipterus valenciennesi* (White 1965 ; obs. pers.) et *Phaneropleuron* (Westoll 1949). Chez les Fleurantiidae (*Fleurantia*, *Barwickia*, *Andreyevichthys*, *Jarvikia* et *Soederberghia* ; Cloutier 1996), groupe apparenté aux Phaneropleuridae, le caractère apomorphe est fixé puisque toutes les espèces possèdent un os « L_1 + L_2 ». La fusion de tous les os antérieurs à l'os L_1, fréquemment observée chez *Scaumenacia*, se retrouve aussi chez *Barwickia* (Long 1992).

Romer (1936) et Westoll (1949) ont décrit plusieurs fusions entre les os d'une même série chez *Scaumenacia* et *Phaneropleuron*. Contrairement à *Scaumenacia*, où les fusions entre les éléments d'une même série antéro-postérieure sont communes, plusieurs spécimens de *Howidipterus* montrent des fusions entre les éléments de séries adjacentes [par ex. « C + C + L_1 + L_2 » (Long 1992, fig. 2A), « B + postpariétal droit » (fig. 2C), « B + C droit + pariétal droit + X + L » (fig. 2H)]. De plus, les homologues bilatéraux de la série médiane sont souvent fusionnés [par ex. « C + C » (Long 1992, figs 2A-B, 11), « E + E » (figs 2B, E, G, 11)].

Variation des lignes de fossettes. Chang & Smith (1992) mentionnent qu'au sein des Osteichthyes, un patron asymétrique des lignes de fossettes du toit crânien n'est connu que chez *Youngolepis*, *Diabolepis* et quelques autres dipneustes. Selon les critères de qualification utilisés dans cette étude de *Scaumenacia*, la variation des lignes de fossettes de *Youngolepis praecursor* est du troisième type (Chang 1982, figs 5-6 ; Chang 1991, figs 2a-c, e-f, 5a ; obs. pers.). Il s'agit principalement de variations mineures de la symétrie bilatérale, à l'exception de quelques spéci-

mens chez lesquels les lignes moyennes de fossettes ne passent pas sur les tabulaires (Chang 1991, fig. 2c) où la ligne postérieure droite est orientée médio-postérieurement (Chang 1991, fig. 5a ; obs. pers.). Contrairement aux conclusions de Chang & Smith (1992), le type de variations observé chez *Youngolepis* se rapproche plus de celui des Osteolepididae [*Osteolepis macrolepidotus* (Jarvik 1948, fig. 38A-P ; Graham-Smith 1978, figs 3a-f, 4a-f, 5a-f ; obs. pers.), *Thursius* spp. (Jarvik 1948, figs. 59A-C, 63A-D), *Gyroptychius* spp. (Jarvik 1948, figs 78A-E, 79J ; obs. pers.)] que des dipneustes.

La majorité des spécimens de *Howidipterus donnae* illustrés par Long (1992, figs 1D, 2A-H, 3B-C, E, 4, 5A-E, 11) est caractérisée par des variations des lignes de fossettes de types 1 et 2, principalement. Les variations de type 2 semblent les plus fréquentes. Le type 1, qui est le type le plus fréquent chez *Scaumenacia*, se retrouve chez *Howidipterus* (Long 1992, figs 2A, 3B), mais peut-être de façon plus sporadique. La variation du parcours de la ligne postérieure de fossettes observée sur les spécimens de *Scaumenacia* et *Howidipterus* exprime une instabilité dans le développement et dans l'individualisation des lignes moyenne et postérieure. L'instabilité morphologique se retrouve aussi durant l'ontogénie des espèces actuelles de dipneustes : Pehrson (1949) a remarqué, chez *Protopterus*, que la ligne postérieure se développe en une portion antérieure et une portion postérieure, cette dernière étant uniquement présente durant les premiers stades larvaires. Chez *Neoceratodus*, la ligne moyenne forme une portion de la ligne postérieure, perdant ainsi son individualité.

Contrairement au *Scaumenacia*, les lignes antérieures de fossettes de *Howidipterus* se terminent fréquemment sur les pariétaux au lieu des os X (Long 1992, figs 2B-D, F-G, 3B, E) ; ce caractère apomorphe n'est pas encore bien fixé chez *Howidipterus*. Tels certains spécimens de *Scaumenacia*, les lignes moyennes ne passent pas sur l'os B (type 3), débutant sur les pariétaux et se dirigeant vers l'os Y_2 [Long 1992, figs 2A (côté droit), B-C, G-H, 11]. La trajectoire des lignes de fossettes semble plus variable chez *Howidipterus* que chez *Scaumenacia*.

Le patron des lignes de fossettes de *Barwickia downunda*, illustré par Long (1992, figs 13, 15), semble beaucoup plus stable que chez *Scaumenacia* et *Howidipterus* ; la figure 13D de Long (1992) montre l'absence de lignes moyennes sur l'os B ainsi que l'absence totale de lignes postérieures. Long (1992, fig. 19) identifie deux lignes postérieures de fossettes : (1) une courte ligne dans la partie antérieure du postpariétal située antérieurement à la ligne moyenne, et (2) une ligne traversant la suture entre le postpariétal et l'os Y_2. Comparé aux trajectoires de la ligne moyenne observée chez *Scaumenacia*, *Fleurantia* et *Andreyevichthys*, il semble plus approprié d'identifier la deuxième ligne postérieure comme étant la suite de la ligne moyenne de fossettes. La petite ligne de fossettes, identifiée comme étant la « ligne postérieure 1 » par Long (1992, fig. 19), ne semble être qu'une variation intraspécifique mineure (type 3) figurée exclusivement sur le côté droit d'un spécimen illustré dans sa figure 15 (Long 1992).

Miles (1977) signale la variation du parcours des lignes de fossettes chez *Griphognathus whitei* et *Chirodipterus australis*. Seules des variations de type 3 ont été observées chez ces deux espèces. Les trois lignes de fossettes de *C. australis* étant restreintes au centre des os respectifs, cela limite l'expression de la variabilité.

Interprétations phylogénétiques

Parmi les dipneustes étudiés et selon les caractères ici révisés, certains clades sont reconnus par la présence de synapomorphies. Aucun des caractères étudiés ne permet de supporter la monophylie d'un groupe n'incluant que *Scaumenacia*, *Phaneropleuron* et *Pentlandia*. De plus, aucun des caractères étudiés par Westoll (1949) n'est uniquement partagé par *Scaumenacia* et *Phaneropleuron*. Ainsi, la ressemblance entre *Scaumenacia*, *Phaneropleuron* et *Pentlandia* proposée par Watson & Gill (1923) et Westoll (1949) est d'ordre phénétique et non phylogénétique.

Se fondant sur les présentes données morphologiques étudiées chez *Scaumenacia curta* et les données nouvelles ou publiées pour les autres espèces de comparaison, les différentes analyses retrouvées dans la littérature (Bertmar 1968 ; Thomson & Campbell 1971 ; Miles 1977 ; Marshall 1987 ; Campbell & Barwick 1990 ;

Schultze & Marshall 1993) sur la phylogénie des dipneustes incluant *S. curta* sont critiquées dans une perspective cladistique.

L'hypothèse de phylogénie de Bertmar (1968)
L'hypothèse de phylogénie proposée par Bertmar (1968) a été critiquée adéquatement par Miles (1977). En ce qui concerne la position phylogénétique de *Scaumenacia*, je ne suis pas du même avis que Bertmar. Il appuie l'hypothèse de Lehman (1966) selon laquelle les « Soederberghiiformes » (« Soederberghidae » de Bertmar) seraient apparentés aux « Rhynchodipteridae » des « Scaumenaciformes » (*Rhynchodipterus* des « Scaumenacidae », selon Bertmar). Les toits crâniens de *R. elginensis* et de *Soederberghia groenlandica* sont phénétiquement similaires quant aux proportions des os et à la forme générale du crâne ; cependant, il ne s'agit pas d'une hypothèse étayée phylogénétiquement. La monophylie des unités taxonomiques (familles et ordres) utilisées par cet auteur n'est pas supportée.
1. Le caractère diagnostique des « Soederberghiiformes » de Lehman (1966, « Soederberghidae » de Bertmar) est la présence de nombreux exemples de fusion et de fragmentation dans la région rostrale du crâne. Tel que mentionné plus haut, il s'agit d'un caractère plésiomorphe, qui n'est pas exclusif à ce groupe.
2. La famille des « Scaumenacidae » (ordre des « Scaumenaciformes » de Lehman) telle que décrite est aussi définie par une série de caractères plésiomorphes.
3. Même si nous acceptions la monophylie des taxons utilisées par ces auteurs, le caractère proposé afin de justifier l'hypothèse de parenté entre les « Scaumenacidae » et les « Soederberghidae » n'est pas un caractère apomorphe. Bertmar mentionne que ces deux familles partagent quelques spécialisations, ne donnant à titre d'exemple que la présence d'un long museau couvert par peu d'os rostraux. Ce caractère n'est pas adéquat puisque *S. curta* a un museau court couvert par peu d'os rostraux tandis que *Soederberghia* a un long museau composé de plusieurs os.

L'hypothèse de phylogénie de Thomson & Campbell (1971)
Thomson & Campbell (1971) acceptent l'hypothèse de Watson & Day (1916), selon laquelle *Pentlandia* serait plus près de *Scaumenacia* que de *Dipterus*. *Pentlandia* serait le groupe-frère des genres *Scaumenacia* et *Phaneropleuron*. Les liens de parenté proposés par Thomson & Campbell (1971) pour unir *Scaumenacia* et *Phaneropleuron* sont phénétiques plus que phylogénétiques : similarité dans la proportion des os B, C et E, absence de l'os D, dentition de type cératodonte, absence ou réduction de l'os K. La similarité des proportions des os B, C et E n'étant pas quantifiée, elle demeure arbitraire ; toutefois, ces os semblent plus larges chez ces formes que chez les Dipteridae, Chirodipteridae, Fleurantiidae, Rhynchodipteridae. L'os K est totalement absent chez *S. curta* et non pas seulement sur la plupart des spécimens tel que mentionné par Thomson & Campbell (1971 : 101) et Westoll (1949).

Les hypothèses phylogénétiques de Miles (1977) et Marshall (1987)
Miles (1977) a proposé la première analyse phylogénétique du groupe des dipneustes. Toutefois, la majeure partie du cladogramme que Miles (1977 : 306) suggère, demeure non-résolue ; ceci à cause du choix des caractères, des problèmes d'interprétation d'homologie (telles les synapomorphies 13 et 15 : l'os C ayant été interprété comme étant l'os D) et de la polarisation. Miles regroupe les genres *Phaneropleuron*, *Scaumenacia*, *Pentlandia* sous le nom de phaneropleuridés (« phaneropleurids »), mais il n'a pas défini la monophylie de ce groupe ni sa position phylogénétique.
Marshall (1987) a repris les données inférées par le cladogramme de Miles (1971) et un concept de dichotomie fonctionnelle chez les dipneustes proposé par Campbell & Barwick (1983, 1984). Au contraire de Miles (1977), Marshall (1987) incorpore les phaneropleuridés dans l'analyse. Il conclut que les phaneropleuridés sont apparentés à *Chirodipterus*, *Dipterus valenciennesi*, *Oervigia* et *Rhinodipterus* ; sans toutefois donner une synapomorphie.

L'hypothèse de Campbell & Barwick (1990)
Campbell & Barwick (1990) tentent d'établir des liens phylétiques entre les espèces paléozoïques de dipneustes en utilisant des critères stratigraphiques et fonctionnels, mais plus parti-

culièrement en rejetant le critère de parcimonie. Leur hypothèse de phylogénie (Campbell & Barwick 1990, fig. 1) n'a rien d'un cladogramme. Ils considèrent que les Phaneropleuridae forment un groupe monophylétique (i.e. [*Phaneropleuron* + [*Pentlandia* + *Scaumenacia*]]), défini par (1) l'absence de l'os D en tant qu'élément indépendant, (2) l'absence de cosmine et (3) le nombre d'infradentaires réduit à deux. Ces trois caractères ne sont pas uniques à ce groupe. La relation de parenté *Pentlandia-Scaumenacia* n'est corroborée par aucun caractère. Campbell & Barwick (1990) caractérisent le genre *Phaneropleuron* par les deux caractères suivants : (1) opercule de forme arrondie et (2) deuxième nageoire dorsale allongée et non jointe à la nageoire caudale. La forme de l'opercule représente une forme relativement généralisée chez les dipneustes dévoniens, alors que le deuxième caractère se retrouve chez *Scaumenacia*, *Fleurantia*, *Barwickia* (Long 1993a) et *Sagenodus* (Chorn & Schultze 1988). Selon leur hypothèse, les Phaneropleuridae ne sont pas apparentés aux Fleurantiidae, puisqu'ils considèrent ces derniers comme ayant une dentition formée exclusivement de denticules. Cloutier (1996) décrit les rangées de dents et denticules chez *Fleurantia* ; déjà, seul ce caractère contredit l'hypothèse de Campbell & Barwick (1990).

L'hypothèse de Schultze & Marshall (1993)
Les études de Schultze & Marshall (1993) et Schultze *et al.* (1993) ont pour objet de reprendre le scénario de Campbell & Barwick (1990) et d'analyser de façon cladistique leurs résultats. L'homoplasie, très élevée dans leur matrice de données, rend leur analyse peu concluante bien que Schultze & Marshall (1993) commentent un des trente-six arbres également parcimonieux. Selon leur hypothèse, les Phaneropleuridae et Fleurantiidae sont paraphylétiques.

Diverses hypothèses phylogénétiques
Vorob'eva & Obruchev (1967), comme l'avait proposé initialement Berg (1940), mentionnent que la famille des Scaumenaciidae est apparentée à la famille des Fleurantiidae. Cependant, aucune synapomorphie n'est proposée par les auteurs afin de supporter cette parenté phylogénétique. Westoll (1949) mentionne la similarité entre la morphologie de *Fleurantia* et celle de *Scaumenacia*, sans toutefois impliquer une relation de parenté phylogénétique.
Long & Campbell (1985) comparent la similarité entre les os postérieurs du toit crânien (B, Y_2 et Z ; absence de cosmine) chez *S. curta* et *Delatitia breviceps*. Effectivement l'arrangement et la proportion des os crâniens sont similaires, mais aucun caractère n'est unique aux deux espèces. Chez *Delatitia*, les lignes moyennes de fossettes sont limitées aux postpariétaux ; donc cette espèce n'appartient vraisemblablement pas au clade [Phaneropleuridae + Fleurantiidae + Uronemoidei + Ctenodontoidei + Ceratodontoidei].
Krupina (1987, 1988) considère les genres *Scaumenacia*, *Oervigia* et *Andreyevichthys* comme appartenant à la famille des Scaumenaciidae.
Long (1993b, fig. 10) suggère que le *Scaumenacia* est le groupe-frère d'un clade incluant les formes post-dévoniennes ; selon cet auteur, ce lien de parenté serait corroboré par la présence d'une première nageoire dorsale allongée. La condition de la première nageoire dorsale chez les Uronemoidei, Ctenodontoidei et Ceratodontoidei est très mal connue, puisque chez la plupart de ces espèces une seule nageoire continue occupe la position des nageoires dorsale, caudale et anale. Ainsi, l'élongation de la première nageoire dorsale n'étant pas associée avec des radiaux ossifiés est considérée comme étant une synapomorphie du genre *Scaumenacia* par Cloutier (1996).

Classification de *Scaumenacia curta*
À la lumière de notre description du toit crânien de *S. curta* et de l'étude comparative des espèces dévoniennes de dipneustes menée dans le cadre de ce travail, les vues de certains auteurs seront considérées en ce qui concerne la position systématique de *S. curta* à l'intérieur du groupe des dipneustes. Seules les hypothèses de classification conséquente aux hypothèses de phylogénie sont préconisées (Wiley 1981a, b), bien que la position phylogénétique de *S. curta* ne soit pas précise.
Selon certains auteurs les Dipnoi se subdivisent en deux morphotypes, les « dipneustes à museau court » et ceux « à museau long ». Les « dipneustes à museau long » ne représentent vraisemblablement pas un groupe monophylé-

tique si l'on considère uniquement les espèces actuellement reconnues comme « à museau long » (Cloutier, 1996). Campbell & Barwick (1983, 1984) reconnaissent pour leur part deux morphotypes selon le type de dentition, les « dipneustes à plaque dentaire » (« *denticle adding* ») et les « dipneustes à palais denticulé » (« *denticle shedding* »). En 1990, Campbell & Barwick reconnaissent un troisième groupe, soit les « dipneustes à plaque de dentine » (« *dentine plated* »). La monophylie de ces trois groupes est douteuse (Schultze & Marshall 1993 ; Cloutier 1996) puisqu'elle repose exclusivement sur un argument fonctionnel ne prenant en considération aucun autre caractère sauf ceux liés à la dentition. Selon ces morphotypes, *S. curta* représente une espèce de « dipneustes à museau court » avec plaques dentaires ; contrairement à Lehman (1966) et Bertmar (1968) qui eux considèrent cette espèce comme étant représentante des « dipneustes à museau long ».

Les classifications de Zittel
Dans les trois premières éditions du *Text-Book of Palaeontology* de Zittel (1895, 1902, 1911), le *S. curta* est classifié parmi les Ctenodontidae Traquair. Zittel (1932, traduit et édité par C. R. Eastman et A. S. Woodward) inclut les genres *Scaumenacia* et *Phaneropleuron* dans la famille des Phaneropleuridae Hoernes, 1886. Zittel caractérise cette famille comme suit :
1. nombreux petits os formant le toit crânien ;
2. ces os sont dépourvus d'émail ;
3. une rangée de dents sur le prémaxillaire et le maxillaire ;
4. plaques dentaires comme chez les Dipteridae ;
5. une paire de plaques gulaires (« jugulaires ») ;
6. queue diphycerque, géphyrocerque ou hétérocerque ;
7. nageoires dorsales presque ou complètement contiguës avec la nageoire caudale ;
8. minces écailles cycloïdes fortement imbriquées ;
9. couche extérieure de la partie exposée réduite à de « petites épines ».
Le caractère 1 est plésiomorphe pour les dipneustes. Les caractères 2, 4, 8 et 9 sont apomorphes par comparaison aux formes primitives de dipneustes, mais ne sont pas des synapomorphies pour les Phaneropleuridae. Les caractères 6 et 7 représentent un vaste spectre de conditions, donc ne sont pas discriminants. Les caractères 3 et 5 correspondent à une interprétation fautive des spécimens. Les maxillaires (caractère 3) sont absents chez les dipneustes ; il s'agit probablement des dermopalatins (Cloutier 1996). *Scaumenacia curta* possède une plaque gulaire médiane, une paire de plaques gulaires latérales et non pas une seule paire de plaques gulaires (caractère 5).

La classification de Berg (1940)
Berg (1940) a créé la famille des Scaumenaciidae, uniquement pour le genre *Scaumenacia*. Il caractérise cette famille à partir des cinq caractères suivants :
1. deux nageoires dorsales ;
2. la deuxième nageoire dorsale non-contiguë avec la nageoire caudale ;
3. une nageoire caudale hétérocerque ;
4. la première nageoire dorsale sans squelette interne ;
5. la nageoire anale dotée d'un squelette interne « concentré ».
Tous ces caractères, à l'exception du caractère 4, sont plésiomorphes. Je considère une longue première nageoire dorsale (environ la demi-longueur de la deuxième nageoire caudale) sans radiaux proximaux et distaux ossifiés, comme étant une autapomorphie de *S. curta*.
Selon la classification de Berg, les Scaumenaciidae, les Fleurantiidae et les Phaneropleuridae sont inclus dans l'ordre des Phaneropleuriformes.

La classification de Vorob'eva & Obruchev (1964)
Vorob'eva & Obruchev (1964) reconnaissent la famille des Scaumenaciidae de Berg, mais la redéfinissent en y incorporant *Oervigia nordica* Lehman 1959. Les caractères diagnostiques des Scaumenaciidae donnés par Vorob'eva & Obruchev (1964) sont les suivants :
1. lignes de fossettes profondes ;
2. plaques dentaires avec côtes tubéreuses divergeant d'une bordure interne ;
3. deux os E (« median postrostrals ») ;
4. deux os C (« frontals ») ;
5. nageoires dorsales non-fusionnées ;
6. petite nageoire anale distante de la nageoire caudale ;

7. squelette axial très ossifié ;
8. première nageoire dorsale sans endosquelette ;
9. nageoire anale avec squelette « concentré » ;
10. processus neuraux et haemaux fusionnés pour former les arcs ;
11. partie libre des écailles ornementée.

Les caractères 1, 4, 6 et 9 sont plésiomorphes pour le clade des dipneustes. Les caractères 2, 3 et 11 sont apomorphes mais non spécifiques aux genres *Scaumenacia* et *Oervigia*. Bien que le squelette axial (caractère 7) ne soit décrit que chez quelques espèces (*Fleurantia denticulata*, *Gnathorhiza serrata*, *Phaneropleuron andersoni*, *S. curta*), les côtes et les épines neurales sont bien ossifiées chez toutes ces formes. Tel que proposé précédemment, l'absence d'endosquelette ossifié à la première nageoire dorsale (caractère 8) est vraisemblablement une autapomorphie de *Scaumenacia curta*. Les arcs haemaux (caractère 10) de *S. curta* ne sont pas ossifiés.

La classification de Lehman (1966)

Lehman (1966) a présenté une systématique des dipneustes à partir du caractère qu'il considère comme « le plus fondamental » soit « la forme des nageoires ». Lehman a ainsi repris les idées de Dollo (1895), puisque Dollo avait proposé une phylogénie des dipneustes à partir de la forme et du nombre de nageoires. Il est à noter qu'il est subjectif, et non justifiable, de considérer un certain type de caractères plus important phylogénétiquement qu'un autre. Lehman (1966) a regroupé dans l'ordre des Scaumenaciiformes Lehman les espèces suivantes : *S. curta*, *Oervigia nordica*, *Fleurantia denticulata*, *Jarvikia arctica* et *Rhynchodipterus elginensis*. Il a défini cet ordre par la présence des caractères suivants :
1. nageoire caudale hétérocerque ;
2. deux nageoires dorsales indépendantes ;
3. une nageoire anale ;
4. la deuxième nageoire dorsale relativement longue ;
5. la première nageoire dorsale située « assez antérieurement ».

Les caractères 1 et 3 sont plésiomorphes pour les Gnathostomata ; le caractère 2 est plésiomorphe pour les Sarcopterygii ; et les caractères 4 et 5 ne sont pas uniquement retrouvés chez les espèces ci-haut mentionnées [à noter que *Jarvikia* et *Oervigia* ne sont connus que par leur crâne (Lehman 1959)]. Ainsi, aucun des cinq caractères ne supporte la monophylie des Scaumenaciiformes ; pour cette considération, la validité taxonomique de ce groupe n'est pas reconnue. Lehman redéfinit la famille des Scau-menaciidae (uniquement pour le genre *S. curta*) par un seul caractère : l'absence d'un rostre allongé. L'absence d'un rostre allongé est un caractère plésiomorphe chez les dipneustes ; donc, la définition de la famille des Scaumenaciidae donnée par Lehman (1966) ne caractérise pas un groupe monophylétique.

La classification de Schultze (1992)

Dans la partie du *Fossilium Catalogus* traitant des dipneustes, Schultze (1992) utilise les résultats de l'analyse cladistique publiée par Marshall (1987, fig. 5). Comme Schultze (1992) le fait remarquer, cette classification se rapproche de celle de Vorob'eva & Obruchev (1964). N'étant pas le but du *Fossilium Catalogus*, les diagnoses ne sont pas données. Le *Scaumenacia* est classé parmi les Phaneropleuridae au sein des Dipteroidei, dans un sous-ordre différent des Fleurantiidae (Holodontoidei).

CONCLUSION

Il y a plusieurs discordances entre la morphologie du toit crânien de *Scaumenacia curta* et les descriptions partielles retrouvées dans la littérature. La partie antérieure osseuse du toit crânien est composée principalement d'une paire d'os E et d'une paire d'os O ; Lehman (1966) a décrit correctement la région ethmoïdienne du museau comme étant principalement cartilagineuse. Bien que l'extrémité du museau soit peut-être cartilagineuse, la fraction ossifiée du museau est plus considérable qu'elle ne l'a été proposée par les auteurs dans le passé. La marge postérieure du postpariétal se termine par un processus, contrairement à ce que pensait Westoll (1949), qui croyait à la présence d'un os indépendant (soit l'os H de certains auteurs). Les os H et K sont absents contrairement aux écrits de Westoll (1949) et Thomson & Campbell (1971). La série latérale se termine par l'os Z et non pas l'os « Zp » tel qu'affirmé par Jarvik (1968, 1980). La

ligne antérieure de fossettes se termine toujours sur l'os X ; la ligne moyenne passe sur l'os B ; et la ligne postérieure se termine antérieurement au canal de la commissure supratemporale.

Contrairement à l'extrême variabilité mentionnée dans la littérature pour les dipneustes, les caractères morphologiques et morphométriques du toit crânien de *Scaumenacia curta* sont modérément variables. Il est possible de décrire la variation et de reconnaître certains mécanismes qui engendrent cette variation. Certains caractères de *S. curta* sont relativement stables par comparaison à ceux d'autres espèces de Dipnoi : l'arrangement des os de la série médiane (Jarvik 1980), le parcours des canaux sensoriels profonds et la rareté d'os surnuméraires. *S. curta* est moins variable que les descripteurs antérieurs ne l'ont suggéré ou décrit.

Le parcours des lignes de fossettes et le nombre d'os de la série latérale sont les deux caractères associés à la variation morphologique qualitative qui sont le plus variables chez *S. curta*. Le phénomène de la fusion de croissance est la cause principale de la variabilité dans la diminution du nombre d'os de la série latérale.

La cause majeure de la déformation des os est la concurrence spatiale entre les os adjacents, qui a été mise en évidence à l'aide des coefficients de corrélation, de l'analyse des composantes principales et des descriptions qualitatives.

D'une façon générale, au cours de la croissance, il ne semble pas y avoir d'augmentation progressive du nombre d'individus ayant une déformation de l'arrangement du toit crânien (fusion et concurrence spatiale). Seule la fusion de tous les os de la série latérale antérieurs à l'os L_1 semble être reliée à l'âge des spécimens. La fusion des os E n'est pas fonction de l'âge des individus, contrairement à la conclusion de Romer (1936).

Chez *S. curta*, les fusions entre les os d'une même série sont plus fréquentes que celles impliquant les os de séries différentes. Chez *S. curta*, l'os B croit de façon allométrique. À cause de la variation intraspécifique (qui correspond principalement à l'allométrie), la valeur taxonomique de l'indice morphométrique basée sur l'os B est mise en doute.

Remerciements

Je suis reconnaissant envers P. Jolicœur et P. Pirlot† (Université de Montréal) qui ont dirigé mes travaux de Master of Science dans les années 1983-1984. H.-P. Schultze, P. Janvier, V. Legendre† et D. Vézina ont lu et fourni des critiques constructives. Le matériel étudié m'a été prêté par le personnel de plusieurs musées et institutions : J. Maisey (American Museum of Natural History), S. L. Cumbaa et D. Russell (Musée canadien de la Nature), A. Lévesque (Musée de Géologie), L. Grande (Field Museum of Natural History), R. L. Carroll et I. Birkir (Redpath Museum), Y. Pageau (Université du Québec à Montréal) et M. Arsenault (Musée d'Histoire naturelle de Miguasha). D. Boudreau et M. Hayes ont dactylographié plusieurs versions préliminaires de ce manuscrit. Cette étude a été possible grâce à l'aide financière, sous forme de bourses du Conseil de recherches en Sciences naturelles et en Génie du Canada ainsi que la fondation Pauhlus de l'Université de Montréal, et sous forme de contrat avec le Musée d'Histoire naturelle de Miguasha, parc de Miguasha, ministère de l'Environnement et de la Faune (anciennement ministère du Loisir, de la Chasse et de la Pêche), Gouvernement du Québec.

RÉFÉRENCES

Ahlberg P. E. 1991. — A re-examination of sarcopterygian interrelationships, with special reference to the Porolepiformes. *Zoological Journal of Linnean Society* 103: 241-287.

Albrecht G. H. 1978. — Some comments on the use of ratios. Systematic Zoology 27: 67-71.

Allis E. P. 1889. — The anatomy and development of the lateral line system in *Amia calva*. *Journal of Morphology* 2 (3): 463-566.

Atchley W. R., Gaskins C. T. & Anderson D. 1976. — Statistical properties of ratios, I, empirical results. *Systematic Zoology* 25 (2): 137-148.

Bayer U. & McGhee G. R. 1989. — Periodicity of Devonian sedimentary and biological perturbations: implications for the Devonian timescale. *Neue Jahrburch für Geologie und Paläontologie Monatshefte* 1989 (1): 1-16.

Beltan L. 1962. — Remarques concernant la croissance des os dermiques chez les ganoïdes. Problèmes actuels de paléontologie (Évolution des Vertébrés). *CNRS*, Paris, n° 104 : 109-115.

Bemis W. E. 1980. — Paedomorphosis and the evolution of lungfishes Dipnoi. *American Zoologist* 20 (4) : 757 [abstract].

— 1984. — Paedomorphosis and the evolution of the

Dipnoi. *Paleobiology* 10 : 293-307.
Bemis W. E. & Northcutt R. G. 1992. — Skin and blood vessels of the snout of the Australian lungfish, *Neoceratodus forsteri*, and their significance for interpreting the cosmine of Devonian lungfishes. *Acta Zoologica* 73: 115-139.
Berg L. S. 1947. — *Classification of fishes both recent and fossil.* J. W. Edwards, Ann Arbor, Michigan.
Bertmar G. 1968. — Phylogeny and evolution in lungfishes. *Acta Zoologica* 49: 189-201.
Campbell K. S. W. & Barwick R. E. 1982a. — A new species of the lungfish *Dipnorhynchus* from New South Wales. *Palaeontology* 25 (3): 509-527.
— 1982b. — The neurocranium of the primitive dipnoan *Dipnorhynchus sussmilchi* (Etheridge). *Journal of Vertebrate Paleontology* 2 (1): 286-327.
— 1983. — Early evolution of dipnoan dentitions and a new genus *Speonesydrion*. *Memoirs of the Association of Australasian Palaeontologists* 1: 17-49.
— 1984. — *Speonesydrion*, an Early Devonian dipnoan with primitive toothplates. *Palaeontologia Ichthyologica* 2: 1-48.
— 1990. — Paleozoic dipnoan phylogeny: functional complexes and evolution without parsimony. *Paleobiology* 16: 143-169.
Campbell K. S. W. & Bell M. W. 1982. — *Soederberghia* (Dipnoi) from the Late Devonian of New South Wales. Alcheringa 6: 143-149.
Chang M.-M. 1982. — The braincase of *Youngolepis*, a Lower Devonian crossopterygian from Yunnan, south-western China. *GOTAB*, Stockholm: 1-113.
— 1991. — Head exoskeleton and shoulder girdle of *Youngolepis*: 355-378, *in* Chang M.-M., Liu Y.-H. & Zhang G.-R. (eds), *Early Vertebrates and Related Problems of Evolutionary Biology.* Science Press, Beijing.
Chang M.-M. & Yu X. 1984. — Structure and phylogenetic significance of *Diabolichthys speratus* gen. et sp. nov., a new dipnoan-like form from the Lower Devonian of Eastern Yunnan, China. *Proceedings of the Linnean Society of N. S. Wales* 107: 171-184.
Chang M.-M. & Smith M. M. 1992. — Is *Youngolepis* a porolepiform? *Journal of Vertebrate Paleontolology* 12: 294-312.
Chorn J. & Schultze H.-P. 1988. — A complete specimen of *Sagenodus* (Dipnoi) from the Upper Pennsylvanian of the Hamilton quarry, Kansas. Regional geology and paleontology of upper Paleozoic Hamilton quarry area, *Kansas Geological Society Guidebook Series* 6: 173-175.
Cloutier R. 1990. — *Phylogenetic interrelationships of the actinistians (Osteichthyes: Sarcopterygii): patterns, trends, and rates of evolution.* Ph.D. dissertation. University of Kansas, Lawrence.
— 1991. — Intraspecific variation in *Scaumenacia curta* (Phaneropleuridae, Dipnoi): morphological and morphometric descriptions: 13, *in* Vézina D. & Arsenault M. (eds), *7th International Symposium, Studies of Early Vertebrates.* Parc de Miguasha, Québec.
— 1996. — Dipnoi (Akinetia: Sarcopterygii) : 198-226, *in* Schultze H.-P. & Cloutier R. (eds), *Devonian fishes and plants from Miguasha, Quebec, Canada.* Dr. Pfeil Verlag, München.
Cloutier R. & Ahlberg P. E. 1996. — Morphology, characters and the interrelationships of basal sarcopterygians; 445-479, *in* Stiassny M.L.J., Parenti L.R. & Johnson G.D. (eds), *Interrelationships of Fishes.* Academic Press, New York.
Cloutier R., Smith M. M. & Krupina N. I. 1993. — Growth of the dental system of the Famennian dipnoan, *Andreyevichthys epitomus* from Russia: morphometrics and morphogenesis of the entopterygoid tooth plate, *in* Turner S. (ed.), *The Gross Symposium. Scientific sessions: abstract.* Göttingen, Germany.
Cloutier R., Loboziac S., Candilier A.-M. & Blieck A. sous presse. — Biostratigraphy of the Upper Devonian Escuminac Formation, eastern Québec, Canada: a comparative study based on miospores and fishes. *Review of Paleobotany and Palynology.*
Corsin J. 1968. — Rôle de la compétition osseuse dans la forme des os du toit crânien des Urodèles. *Journal of Embryology and Experimental Morphology* 19: 103-108.
Cousin G. 1974. — Contribution des techniques de la biométrie et de la statistique à la connaissance de l'espèce, à propos de deux espèces de gryllides et de leurs hybrides. Première partie. *Bulletin Biologique de la France et de la Belgique* 8 (4) : 283-402.
Dagnelie P. 1978. — *Théorie et méthode statistiques, applications agronomiques. volume 1 : Les méthodes de l'inférence statistique.* Presses agronomiques de Gembloux, Vander-Oyez.
Devillers C. 1965. — The role of morphogenesis in the origin of higher levels of organization. *Systematic Zoology* 14: 259-271.
Devillers C. & Corsin J. 1968. — Les os dermiques crâniens des poissons et des amphibiens ; points de vue embryologiques sur les « territoires osseux » et les « fusions », *in* Ørvig T. (ed.), *Current Problems of Lower Vertebrate Phylogeny,* Nobel Symposium 4 : 413-428.
Dodson P. 1978. — On the use of ratios in growth studies. *Systematic Zoology* 27 (1): 62-67.
Dollo L. 1895. — Sur la phylogénie des dipneustes. *Bulletin de la Société Belge de Géologie, Paléontologie et Hydrologie* 9 (2) : 79-128.
Eastman C. R. 1908. — Devonian fishes of Iowa. *Iowa Geological Survey* 18, annual report 1907: 29-386.
Forster-Cooper M. A. 1937. — The Middle Devonian fish fauna of Achanarras. *Transaction of the Royal Society of Edinburgh* 59 (7): 223-239.
Gardiner B. G. 1984. — The relationships of the palaeoniscid fishes, a review based on new specimens of *Mimia* and *Moythomasia* from the Upper

Devonian of Western Australia. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology* 37: 173-428.

Goodrich E. S. 1909. — Vertebrate Craniata, *in* Lankester R. (ed.), *A Treatise on Zoology*, Part IX. Black, London.

— 1925. — On the cranial roofing-bones in the Dipnoi. *Journal of the Linnean Society of London, Zoology* 36: 79-86.

— 1930. — *Studies on the Structure and Development of Vertebrates*. MacMillan and Co., London.

Graham-Smith W. 1978. — On the lateral lines and dermal bones in the parietal region of some crossopterygian and dipnoan fishes. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* (B) 282: 4-105.

Gray H. 1977. — *Anatomy, descriptive and surgical*. T. Pickering Pick & R. Howden, Bounty Books, New York.

Gray S. W. 1946. — Relative growth in a phylogenetic series and in an ontogenetic series of one of its members. *American Journal of Science* 244 (11): 792-807.

Gross W. 1934. — Über einen grossen Dipnoer aus dem baltischen Mitteldevon. *Zeischrift Deutsch Geologische Gesellschaften* 86: 83-86.

— 1956. — Über Crossopterygier und Dipnoer aus dem baltischen Oberdevon im Zusammenhang einer vergleichenden Untersuchung des Porenkanalsystems paläozoischer Agnathen und Fische. *Kungliga svenska VetenskapsAkademiens Handligar* 5: 1-140.

Henderson I. F., Henderson W. D. & Kenneth J. H. 1963. — *A Dictionary of Biological Terms*. 8e édition, Oliver and Boyd.

Henrichsen I. G. C. 1972. — A catalogue of fossil vertebrates in the Royal Scottish Museum, Edinburgh. Part three / Actinistia & Dipnoi. *Royal Scottish Museum, Information Service, Geology* 3: 126.

Hersh A. H. 1934. — Evolutionary relative growth in titanotheres. *American Naturalist* 68: 537-561.

Hesse R. & Sawh H. 1992. — Geology and sedimentology of the Upper Devonian Escuminac Formation, Quebec, and evaluation of its paleoenvironment: lacustrine versus estuarine turbidite sequence. *Atlantic Geology* 28: 257-275.

Hills M. 1978. — On the ratios - a response to Atchley, Gaskins and Anderson. *Systematic Zoology* 27 (1): 61-62.

Holmgren N. & Stensiö E. 1936. — Kranium und Visceralskelett der Akranier, Cyclostomen, und Fische: 233-500, *in* Bolk L. *et al.* (eds), *Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere*, 4. Urban und Schwarzenberg, Berlin, Wien.

Hubbs C. L. & Hubbs L. C. 1945. — Bilateral asymmetry and bilateral variation in fishes. *Paper of the Michigan Academy of Science, Arts and Letters* 30 (1944): 229-310.

Hussakof L. 1912. — Notes on Devonic fishes from Scaumenac Bay, Quebec. *Bulletin of the Education Department of the New York State Museum* 158 (516): 127-139.

Huxley J. S. 1932. — *Problems of Relative Growth*. Methuen and Co. Ltd., 276 p.

Jaekel O. 1890. — Über *Phaneropleuron* und *Hemictenodus* n.g., zwei paläontologische Funde. Sitzungsber. *Geselschaft Naturforschung Freunde Berlin* 1: 47-57.

— 1927. — Der Kopf der Wirbeltiere. *Ergebnisse der Anatomie und Entwicklungsgeschichte* 27: 811-974.

Jardine N. 1969. — The observational and theoretical components of homology: a study based on the morphology of the dermal skull-roofs of rhipidistian fishes. *Biological Journal of the Linnean Society of London* 1: 327-361.

Jarvik E. 1948. — On the morphology and taxonomy of the Middle Devonian osteolepid fishes of Scotland. *Kungliga svenska Vetenskaps-Akademiens Handligar* 25: 1-301.

— 1950. — Middle Devonian vertebrates from Canning Land and Wegeners Halvö (East Greenland). Part II: Crossopterygii. *Meddelelser om Grønland* 96 (4): 31-89.

— 1960. — *Théorie de l'évolution des Vertébrés, reconsidérée à la lumière des récentes découvertes sur les Vertébrés inférieurs*. Masson et Cie, Paris, 104 p.

— 1968. — The systematic position of the Dipnoi: 223-245, *in* Ørvig T. (ed.), *Current Problems of Lower Vertebrate Phylogeny*. Almqvist and Wiksell, Stockholm.

— 1980. — *Basic Structure and Evolution of Vertebrates*, Volume 1. Academic Press, London.

Jolicœur P. 1963a. — The degree of generality of robustness in *Martes americana*. *Growth* 27: 1-27.

— 1963b. — Bilateral symmetry and asymmetry in limb bones of *Martes americana* and man. *Revue Canadienne de Biologie* 22 (3-4) : 409-432.

— 1963c. — The multivariate generalization of the allometry equation. *Biometrics* 19 (3): 497-499.

Jolicœur P. & Heusner A. A. 1971. — The allometry equation in the analysis of the standard oxygen consumption and body weight of the white rat. *Biometrics* 27 (4): 841-855.

Jolicœur P. & Mosimann J. E. 1960. — Size and shape variation in the painted turtle. A principal component analysis. *Growth* 24: 339-354.

Jollie M. 1973. — *Chordate Morphology*. Robert E. Krieger Publishing Company, Huntington.

— 1981. — Segment theory and the homologizing of cranial bones. *American Naturalist* 118 (6): 785-802.

Kemp A. 1977. — The pattern of tooth plate formation in the Australian lungfish, *Neoceratodus forsteri* Krefft. *Zoological Journal of the Linnean Society of London* 60: 223-258.

Krupina N. 1987. — Novaya dvoyakodyshashchaya ryba iz verkhnego devona Tul'skoy oblasti,

Paleontologistbesii Zhurnal 21: 40-47.
— 1988. — A new dipnoan fish from the Upper Devonian of the Tula Region. *Paleontological Journal* 21: 37-43.
Lehman J.-P. 1959. — Les Dipneustes du Dévonien supérieur du Graenland. *Meddelelser om Grønland* 160 (4): 1-58.
— 1966. — Dipnoi et Crossopterygii: 243-300, in Piveteau J. (ed.), *Traité de Paléontologie*, Tome IV, volume 3.
— 1975. — Quelques réflexions sur la phylogénie des Vertébrés inférieurs. *Collection internationale, CNRS*, n° 218 : 257-264.
Lehmann W. M. & Westoll T. S. 1952. — A primitive dipnoan fish from the Lower Devonian of Germany. *Proceedings of the Royal Society of London* (B) 140: 403-421.
Long J. A. 1992. — Cranial anatomy of two new Late Devonian lungfishes (Pisces: Dipnoi) from Mount Howitt, Victoria. *Records of the Australian Museum* 44: 299-318.
— 1993a. — Postcranial skeletons in Devonian lungfish and their bearing on dipnoan phylogeny. *Association of Australasian Palaeontologists*, K.S.W. Campbell Symposium, Abstracts Vol.: 12.
— 1993b. — Cranial ribs in Devonian lungfishes and the origin of dipnoan air-breathing. Memoirs of the *Association of Australasian Palaeontologists* 15: 199-209.
Long J. A. & Campbell K. S. W. 1985. — A new lungfish from the Lower Carboniferous of Victoria, Australia. *Proceedings of the Royal Society of Victoria* 97: 87-93.
Maisey J. G. 1986. — Heads and tails: a chordate phylogeny. *Cladistics* 2 (3): 201-256.
Marshall C. R. 1987. — Lungfish: phylogeny and parsimony, *in* Bemis W. E., Burggren W. W. & Kemp N. E. (eds), The Biology and Evolution of Lungfishes. *Journal of Morphology*, Centenial Supplement 1: 151-162.
Martin M. 1981. — Les Dipneustes et Actinistiens du Trias supérieur continental marocain. *Stuttgarter Beitraege zur Naturkunde*. B 69: 1-29.
Miles R. S. 1977. — Dipnoan (lungfish) skull and relationships of the group: a study based on new species from the Devonian of Australia. *Zoological Journal of the Linnean Society* 61 (1-4): 1-327.
Morrison D. F. 1976. — *Multivariate Statistical Methods*, 2nd edition, McGraw-Hill Book Company.
Northcutt R. G. 1989. — The phylogenetic distribution and innervation of craniate mechanoreceptive lateral lines: 17-78, *in* Coombs S., Gorner P. & Munz H. (eds), *The Mechanosensory Lateral Line: Neurobiology and Evolution*. Springer Verlag, New York.
Olson E. C. 1951. — *Diplocaulus*, a study in growth and variation. *Fieldiana Geology* 11: 57-154.
Olson E. C. & Miller R. L. 1951. — Relative growth in paleontological studies. *Journal of Paleontology* 25 (2): 212-223.
Parent N. & Cloutier R. 1996. — Distribution and preservation of fossils in the Escuminac Formation: 54-78, *in* Schultze H.-P. & Cloutier R. (eds), *Devonian fishes and plants from Miguasha, Quebec, Canada*. Dr. Pfeil Verlag, München.
Patten W. 1912. — *The evolution of the vertebrates and their kin*. Blakiston's, Philadelphia and London.
Patterson C. 1977. — Cartilage bones, dermal bones and membrane bones, or the exoskeleton *versus* the endoskeleton, *in* Andrews S. M., Miles R. S. & Walker A. D. (eds), Problems in Vertebrate Evolution, *Linnean Society Symposium* Series 4: 77-121.
Pehrson T. 1949. — The ontogeny of the lateral line system in the head of dipnoans. *Acta Zoologica* 30: 153-182.
Phleger F. B. 1940. — Relative growth and vertebrate paleontology. *American Journal of Science* 238: 643-662.
Pritchard J. J., Scott J. H. & Girgis F. G. 1956. — The structure and development of cranial and facial sutures. *Journal of Anatomy* 90: 73-86.
Richardson J. B. & McGregor D. C. 1986. — Silurian and Devonian spore zones of the Old Red Sandstone Continent and adjacent regions. *Bulletin of Geological Survey of Canada* 364: 1-79.
Romer A. S. 1936. — The dipnoan cranial roof. *American Journal of Sciences* 32 (190): 241-256.
— 1966. — *Vertebrate Paleontology*, 3rd edition. University of Chicago Press.
Rosen D. E., Forey P. L., Gardiner B. G. & Patterson C. 1981. — Lungfishes, tetrapods, paleontology and plesiomorphy. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 167 (4): 163-275.
Schultze H.-P. 1969. — *Griphognathus* Gross, ein langschnauziger Dipnoer aus dem Oberdevon von Bergisch-Gladbach (Rheinisches Schiefergebirge) und von Lettland. *Geologica et Palaeontologica* 3: 21-61.
— 1977. — *Megapleuron zangerli*, a new dipnoan from the Pennsylvanian, Illinois. *Fieldiana Geology* 33 (21): 375-396.
— 1981. — Hennig und der Ursprung der Tetrapoda. *Paläontologische Zeitschrift*, 55: 71-86.
— 1984. — Juvenile specimens of *Eusthenopteron foordi* Whiteaves, 1881 (osteolepiform rhipidistian, Pisces) from the Late Devonian of Miguasha, Quebec, Canada. *Journal of Vertebrate Paleontology* 46 (1): 1-16.
— 1987. — Dipnoans as sarcopterygians, *in* Bemis W. E., Burggren W. W. & Kemp N. E. (eds), The Biology and Evolution of Lungfishes, *Journal of Morphology*, Centenial Supplement 1: 39-74.
— 1992. — Dipnoi: 1-46, *in* Westphal F. (ed.), *Fossilium Catalogus, Pars 131*. Kugler Public, Amsterdam.
Schultze H.-P. & Campbell K. S. W. 1987. —

Characterization of the Dipnoi, a monophyletic group, *in* Bemis W. E., Burggren W. W. & Kemp, N. E. (eds), The Biology and Evolution of Lungfishes, *Journal of Morphology*, Centenial Supplement 1: 25-37.
Schultze H.-P., Cloutier R. & Marshall C. R. 1993. — Contrasting the use of functional complexes and isolated characters in understanding the evolution of lungfish. *Association of the Australasian Palaeontologists*, K. S. W. Campbell Symposium, Absrracts Volume: 21.
Schultze H.-P. & Marshall C. R. 1993. — Contrasting the use of functional complexes and isolated characters in lungfish evolution. *Memoirs of the Association of the Australasian Palaeontologists* 15: 211-224.
Schwartz P. 1963. — *Méthodes statistiques à l'usage des médecins et des biologistes*, 3e édition. Éditions médicales Flammarion.
Spiegelman S. 1945. — Physiological competition as a regulatory mechanism in morphogenesis. *Quaterly Review of Biology* 20 (2): 121-146.
Stensiö E. A. 1947. — The sensory lines and dermal bones of the cheek in fishes and amphibians. *Kungliga svenska VetenskapsAkademiens Handligar.* 24 (3): 1-195.
Thomson K. S. 1975. — On the biology of cosmine. *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History* 40: 1-59.
Thomson K. S. & Campbell K. S. W. 1971. — The structure and relationship of the primitive Devonian lungfishes. *Dipnorhynchus sussmilchi* (Etheridge). *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History* 38: 1-109.
Thomson K. S. & Hahn K. V. 1968. — Growth and form in fossil rhipidistian fishes (Crossopterygii). *Journal of Zoology* (London), 2156 (2): 199-223.
Van Valen L. 1962. — A study of fluctuating asymmetry. *Evolution* 16: 125-142.
Vorob'eva E. I. & Minikh M. G. 1968. — Experimental application of biometry to the study of ceratodontid dental plates. *Paleontological Journal* 1968 (2): 217-227.
Vorob'eva E. I. & Obruchev D. V. 1967. — Subclass Sarcopterygii: 420-509, *in* Orlov Y. A. (ed.), *Fundamentals of Paleontology* [traduction anglaise de *Osnovy paleontologii*], *Agnatha, Pisces*, 11. Jerusalem.
Watson D. M. S. 1926. — The evolution and origin of the Amphibia. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* (B) 214: 189-257.
Watson D. M. S. & Day H. 1916. — Notes on some Paleozoic fishes. *Memoirs of the Proceedings Manchester Literary and Philosophical Society* 60: 1-52.
Watson D. M. S. & Gill E. L. 1923. — The structure of certain Paleozoic Dipnoi. Journal of the Linnean Society of London, *Zoology* 35: 123-216.
Weitzel K. 1927. — Conchopoma gadiforme Kner. Ein Lungfisch aus dem Rotliegenden. *Abhanlungen Senckenbergiana naturforschung Gesselschaften* 40 (2): 158-178.
Werdelin L. & Long J. A. 1986. — Allometry in the placoderm *Bothriolepis canadensis* and its significance to antiarch evolution. *Lethaia* 19: 161-169.
Westoll T. S. 1936. — On the structure of the dermal ethmoid shield of *Osteolepis*. *Geological Magazine* 73 (4): 157-171.
— 1949. — On the evolution of the Dipnoi: 121-184, *in* Jepsen G. L., Mayr E. & Simpson G. G. (eds), *Genetics, Paleontology and Evolution*. Princeton University Press, Princeton.
— 1950. — Some aspects of growth studies in fossils. *Proceedings of the Royal Society of London* (B) 137: 490-509.
White E. I. 1962. — A dipnoan from the Assise de Mazy of Hingeon. *Bulletin de l'Institut Royal des Sciences naturelles de Belgique, Biologie* 38 : 1-8.
— 1965. — The head of *Dipterus valenciennesi* Sedgwick and Murchison. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Geology* 11 (1): 1-45.
— 1973. — Form and growth in *Belgicaspis* (Heterostraci). *Palaeontographica* A 143: 11-24.
Whiteaves J. F. 1881. — On some remarkable fossil fishes from the Devonian rocks of Scaumenac Bay, Province of Quebec. *American Journal of Science and Arts* 21: 494-496.
Whiteaves J. F. 1887. — Illustrations of the fossil fishes of the Devonian rocks of Canada. Part 1. *Proceedings of the Transactions of the Royal Society of Canada* 4: 101-110.
Wiley E. O. 1981a. — *Phylogenetics: The theory and practice of phylogenetic systematics*. Wiley - Interscience, New York.
— 1981b. — Convex groups and consistent classifications. *Systematic Botany* 6 (4): 346-358.
Zittel K. V. von 1895. — *Grundzüge der Palaeontologie (Palaeozoologie)*. Druck und Verlag von R. Oldenbourg, München.
— 1902. — *Text-book of Palaeontology*, volume 2. Traduit et édité par C. R. Eastman. Macmillan and Co., London.
— 1911. — *Grundzüge der Paläontologie (Paläozoologie). II Abteilung Vertebrata*, 2nd ed. Druck und Verlag von R. Oldenbourg, München.
— 1932. — *Text-book of Palaeontology*, volume 2, 2nd ed. Traduit et édité par C. R. Eastman ; 2e édition anglaise révisée par A. S. Woodward, Macmillan and Co., London.

Manuscrit soumis pour publication le 13 mars 1995 ; accepté le 28 octobre 1995.